VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

А. В. МИРОНЕНКО

ФИЗИОЛОГИЯ и БИОХИМИЯ ЛЮПИНА

МИНСК 196[illegible]

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ЛЮПИНА

АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛОРУССКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БОТАНИКИ И МИКРОБИОЛОГИИ

А. В. МИРОНЕНКО

ФИЗИОЛОГИЯ и БИОХИМИЯ ЛЮПИНА



МИНСК 1965

В монографии обобщены результаты исследований по физиологии и биохимии люпина. В ней описываются ботанические, физиологические и биохимические особенности различных видов люпина; химические и токсические свойства люпиновых алкалоидов и механизм образования и превращения их в растениях; приводятся данные о распределении, качественном составе и закономерностях накопления алкалоидов, белков, аминокислот и других веществ у люпина; обосновываются рекомендации, обеспечивающие стойкое пониженное содержание алкалоидов при возделывании кормовых сортов люпина и указываются перспективы использования и пути повышения продуктивности этой культуры.

Рассчитана на физиологов, биохимиков, генетиков, селекционеров, растениеводов, агрохимиков, агрономов, зоотехников и зооветработников, преподавателей и студентов факультетов биологических и сельскохозяйственных вузов и техникумов и всех лиц, связанных с производством и использованием кормов и растительного сырья.

Редактор
*доктор биологических наук,
профессор С. М. МАШТАКОВ*

ВВЕДЕНИЕ

Для повышения плодородия подзолистых почв нечерноземной зоны и для увеличения производства высокоценных кормов все большее народнохозяйственное значение приобретает люпин. Развивая мощную корневую систему, которая проникает на глубину до 2 *м,* люпин использует питательные вещества из тех слоев почвы, куда не проникают корневые системы многих других культурных растений. На его корнях образуется большое количество азотфиксирующих клубеньковых бактерий, служащих источником для усвоения атмосферного азота и превращающих последний в белковые и другие органические соединения.

Люпин известен с глубокой древности. П. М. Жуковский (1928) отмечал, что семена люпина были найдены в гробницах египетских фараонов, похороненных за 2000 лет до н. э. Ряд авторов утверждают, что во многих средиземноморских странах это растение вначале использовалось как продукт питания.

Римский писатель Варрон в своих трактатах о сельском хозяйстве рекомендовал использовать люпин для зеленого удобрения. Кроме того, он предлагал способ удаления из люпина горьких и ядовитых веществ (алкалоидов) при использовании его в пищу.

Греческий врач Диоскорид, живший в I в. н. э., в своих сочинениях о лекарственных средствах сообщал о применении люпина в медицинских целях. Он отмечал, что люпин, лишенный горечи (алкалоидов), становится съедобным; смешанный с уксусом — употребляется как противорвотное средство и повышает аппетит. Б. М. Либкинд (1931) и другие авторы сообщают о том, что «еще до сих пор в Египте, Палестине, Италии вареные, сильно просоленные семена люпина употребляются населением как лакомство».

Как указывает П. М. Жуковский, разновидность белого люпина — люпин ветвистый *(Lupinus termis)* распространен в диком виде в Абиссинии, Египте и в настоящее время.

В 1779 г. белый люпин из Италии был завезен в Германию, где он возделывался на зеленое удобрение. Несколько позже в Германию были завезены желтый и узколистный люпины, которые как наиболее приспособленные и продуктивные вытеснили белый люпин. К концу XIX в. культура люпина в Германии достигла полумиллиона гектаров.

Большое значение в распространении люпина в тот период имели опыты Шульца, проведенные им в Германии на песчаной почве. Шульц впервые применил комбинированные способы улучшения песчаной почвы путем систематического запахивания зеленого удобрения вместе с минеральными. Он показал, какое огромное значение имеет люпин в мелиорации песков и превращении их в плодородные земли. Путем длительного культивирования люпина Шульц превратил сыпучие пески в плодородную почву, на которой могла успешно выращиваться даже пшеница, являющаяся, как известно, весьма требовательной к почве культурой.

Из Германии люпин был вскоре вывезен в Польшу, а оттуда в западные районы России, где он возделывался сначала как декоративное растение, а потом как сидерационная культура. В дальнейшем люпин распространился и на юг России. Первые сведения о люпине в России были опубликованы в трудах Вольного экономического общества в 1811 г. Большое значение в распространении этой культуры имели работы отечественных авторов П. В. Будрина и С. М. Богданова.

Однако широкое распространение люпин получил у нас лишь после Великой Октябрьской социалистической революции, когда для проведения опытов была организована широкая сеть государственных опытных станций и опытных полей. Изучением этой культуры занимались такие видные ученые, как Д. Н. Прянишников, Е. К. Алексеев и П. М. Жуковский, труды которых сыграли большую роль в пропаганде использования люпина в земледелии, животноводстве и других отраслях народного хозяйства. Особенно большие заслуги по разработке приемов возделывания люпина, повышения его продуктивности и использования в сельском хозяйстве принадлежат Е. К. Алексееву.

Всесоюзный институт растениеводства, а также Новозыбковская опытная станция впервые создали у нас ряд ценных малоалкалоидных и сидерационных сортов.

Ценные работы по биологии, селекции, производству и использованию люпина проводятся в настоящее время в сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева под руководством А. И. Атабековой и Н. А. Майсуряна, на Носовской опытной станции на Украине, в Украинском научно-исследовательском институте земледелия, на государственных сортоиспытательных участках и в других научно-исследовательских

учреждениях. Наряду с расширением научно-исследовательских работ по изучению этой культуры в СССР увеличились посевы люпина в колхозах и совхозах. Так, если в 1940 г. под посевами было занято 133 тыс. *га,* то в 1959 г.— 1133 тыс. *га.*

В Белоруссии также выведены ценные сорта узколистного и желтого люпинов, малоалкалоидного кормового 8, желтого сладкого 6, розового 399 (совместно с ВИР), малоалкалоидного многолетнего и др.

После Великой Отечественной войны значительная работа по селекции и разработке агротехники люпина в Белоруссии проведена Беняконской сельскохозяйственной опытной станцией. В последнее время разработкой приемов возделывания, повышением эффективности использования люпина в сельском хозяйстве, а также его селекцией и биологией занимается Белорусский научно-исследовательский институт земледелия (Е. К. Алексеев, И. Г. Стрелков, Я. Н. Свирский и др.), который вывел ценные кормовые сорта желтого и многолетнего люпинов.

Неприхотливость к почве и высокая продуктивность этой культуры давно привлекали внимание ученых и практиков. Однако использованию люпина в качестве кормовой культуры препятствовали содержащиеся в нем алкалоиды, придающие люпину горький вкус и оказывающие сильное токсическое действие на животный организм. Выведение безалкалоидных и малоалкалоидных сортов желтого, узколистного, белого и многолетнего люпинов открыло большие перспективы для применения этой культуры на корм, в пищевой промышленности для обогащения белками хлеба, макаронных, кондитерских и других изделий. Люпин может служить сырьем в производстве искусственного волокна, клея, красок, пластмассы, различных лекарственных средств. В нем содержатся все незаменимые аминокислоты, а его белок относится к лучшим растительным белкам.

При соблюдении правильной агротехники возделывания урожай зерна люпина достигает 25 *ц/га,* вегетативной массы — 500—600 *ц/га* и более. В семенах некоторых видов люпина накапливается до 40—48 и в зеленой массе до 25% белка. По наличию белков люпин превосходит многие другие культуры и может служить источником получения дешевого растительного белка и биологического азота. В связи с этим изучение природы белков и закономерностей их образования и накопления у этого рода растений, насчитывающего свыше 200 видов, представляет большой научный и практический интерес. Не меньшее значение имеет также вопрос о содержащихся в люпине токсических веществах — алкалоидах. Как лечебные, тонизирующие и токсические вещества они давно привлекали внимание химиков, биологов, животноводов, растениеводов,

фармакологов. И хотя строение и свойства многих алкалоидов выяснены, пути их биосинтеза почти не изучены; о закономерностях образования их в растениях нет единого мнения, не ясна и роль алкалоидов в метаболизме растений. Трудность изучения проблемы о путях образования, превращения и физиологической роли алкалоидов в растении заключается в том, что алкалоиды разнообразны по строению и по-разному локализуются в растении. У одних растений они обнаруживаются в семенах, у других — в листьях, у третьих — в корнях и т. д. Кроме того, между растениями разных семейств и родов, а иногда даже между отдельными видами имеется существенная разница в динамике алкалоидов в процессе роста и развития растения. Отсутствие точных методов исследования биогенеза алкалоидов также тормозило разрешение этой проблемы. С появлением методов меченых атомов и распределительной хроматографии веществ на бумаге стало возможным более успешно решать и вопросы биогенеза этих веществ в растениях.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЮПИНА

БОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА ЛЮПИНА

Род *Lupinus* относится к семейству бобовых (*Leguminosae*), имеющему 550 родов и около 12 000 видов. Это богатый систематический род, в котором насчитывается по *Index Kewensis* свыше 400 видов. Однако, как указывают некоторые авторы, этих видов меньше, поскольку многие из них являются лишь синонимами ранее описанных видов. Так, П. М. Жуковский (1928) считает, что всего насчитывается 200—250 видов люпина.

По своему происхождению все виды люпина разделяются на две группы, имеющие самостоятельные ареалы: восточную, или средиземноморскую, и западную, или американскую. Большинство видов распространено в странах Американского континента и лишь 10 — представители Восточного полушария. Сосредоточены они главным образом в странах, прилегающих к Средиземному морю. Дикорастущие люпины вне средиземноморских стран обнаружены в Абиссинии (*Lupinus albus*) и Сомали (*Lupinus somaliensis*), причем здесь люпин является многолетним растением, все же остальные виды люпина, распространенные в странах Восточного полушария, однолетние.

Род *Lupinus* богат не только систематически, но и экологически. Он распространен в жарких тропических областях Бразилии, Судана, Сомали и в холодных суровых приполярных районах (устье Юкона на Аляске).

Раньше считали, что люпины — это растения только песчаных почв. Однако исследования показывают, что некоторые виды люпина произрастают и на других почвах, вплоть до хорошо осушенных торфяников. Богатая экологическая природа люпина — ценное биологическое его свойство. Она дает возможность культивировать недостаточно изученные виды люпина на различных почвах и в разных климатических районах.

Из [illegible] количество видов люпина, хозяйственное значение имеют примерно 15. Из них наиболее широко распространены в культуре четыре вида: узколистный, или синий (*L. angustifolius*), желтый (*L. luteus*), белый (*L. albus*) и многолетний (*L. poliphyllus*). Остальные виды используются главным образом как декоративные растения. Большинство люпинов, вошедших в полевую культуру, средиземноморского происхождения.

Местные названия культурного люпина: в западных областях БССР лупин, на Украине волчий боб, вернисолнце, дикий кофе, кава, солнечник, волчан, в Грузии ханчколи. В Палестине и Египте его называют термос, в Турции — аджибакла.

Люпин — травянистое растение, но встречаются полукустарники (многолетний, многолистный) и кустарники. Например, *L. paniculatus* — красивый кустарник до 2 *м* высоты, дико произрастающий в Южной Америке на высоте 2000—4500 *м* над уровнем моря.

Стебли люпина, облиственные в различной степени, ребристые или округлые, прямостоячие или стелющиеся, достигают высоты от 40 *см* до 2 *м*. По окраске и характеру ветвления люпин имеет большие различия как между отдельными видами, так и внутри видов. Листья у него очередные, большей частью пальчатые, сложные, реже цельные. У некоторых видов люпина количество листочков (долек) в листе варьирует от 5 до 15, чаще их 7—9. По форме они линейно-ланцетные, эллиптические, обратнояйцевидные, линейные. Окраска их от темно-зеленых с антоцианом или без антоциана до светло-зеленых и желто-зеленых.

Особенностью люпина является ярко выраженный гелиотропизм его листьев. От восхода и до захода солнца листовые пластинки следуют за ходом солнца. После захода солнца у люпина наступает так называемый сон: листочки, теряя тургор, сворачиваются и опускаются (рис. 1). При этом у разных видов люпина гелиотропизм листьев выражен в различной степени.

Корень у люпина стержневой с множеством хорошо развитых, отходящих в стороны боковых корней. Корневая система обладает способностью усваивать питательные вещества из таких соединений, которые другим растениям малодоступны. Цветки собраны в вертикально стоящие верхушечные кисти; расположение их в кисти мутовчатое или очередное. Величина цветочной кисти и количество цветков в ней сильно варьируют. Например, у многолетнего люпина (*L. poliphyllus*) кисть достигает 60 *см*. Верхушечная кисть обычно длиннее пазушных и имеет больше мутовок. Первым зацветает соцветие главной оси, а затем боковые соцветия в порядке распо-

ложения их снизу вверх. Когда зацветают последние цветки вверху кисти, в нижней ее части уже происходит завязывание бобов.

Окраска цветков у люпина даже в пределах одного вида разнообразна. Так, у узколистного и многолетнего (многолистного) люпинов доминирующей является синяя окраска, но встречается голубая, розовая, белая, фиолетовая и др. При

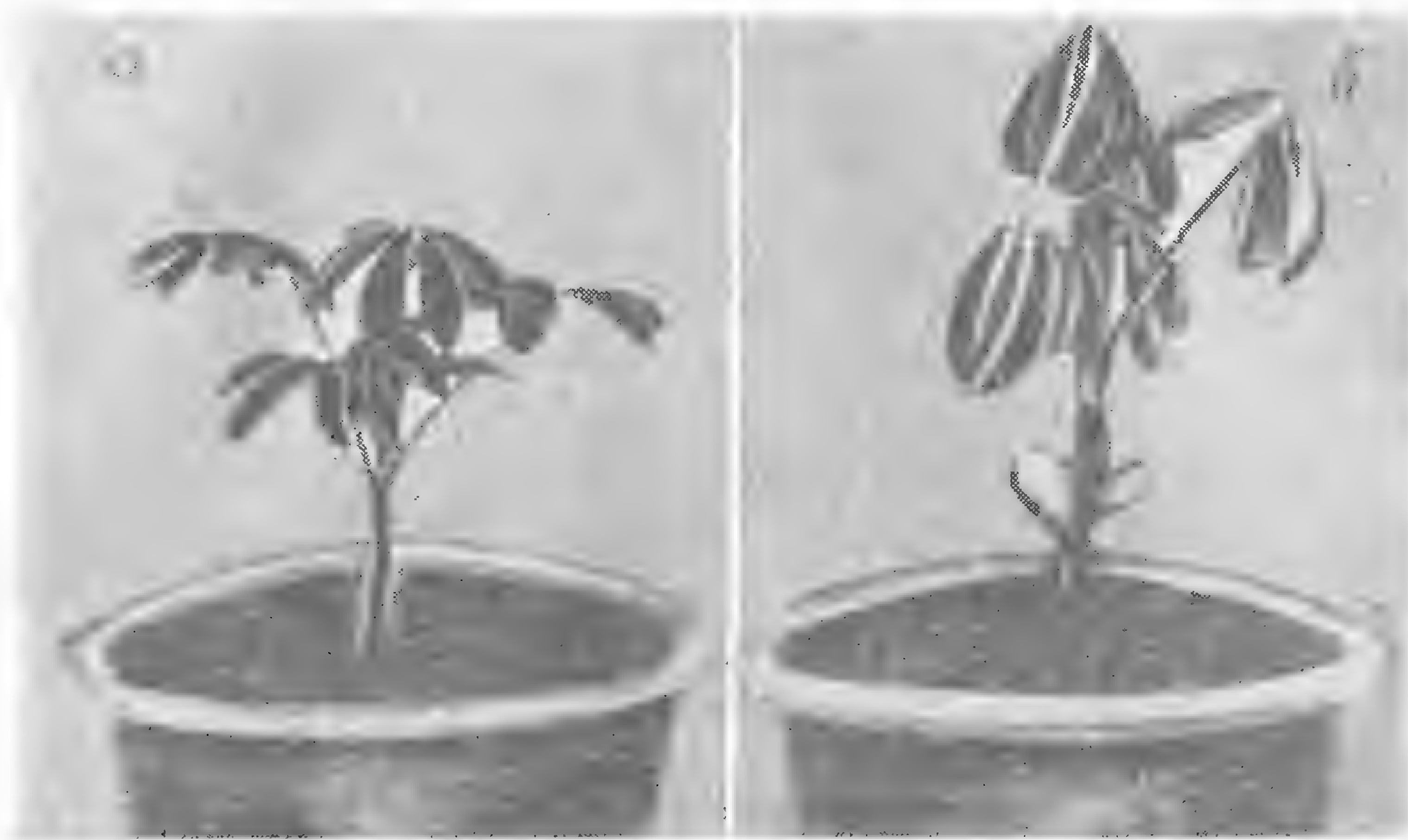


Рис. 1. Люпин белый:

а — в дневные часы; *б* — после захода солнца (по Л. Б. Либкинду)

этом существует определенная связь между окраской цветков и семян. Например, землисто-бурый цвет семян у узколистного люпина характерен для синих или розовых цветков, белая и телесная окраска семян связана с белыми цветками.

Окраска цветков часто зависит также от окраски вегетативных частей растения. Так, у узколистного люпина с белыми цветками, как правило, светло-зеленые стебли и листья. Синецветковые формы имеют темно-зеленые с антоциановой окраской листья. П. М. Жуковский (1928) отмечает, что полиморфизм в окраске культурного люпина, вероятно, следствие длительного его возделывания. В подтверждение он ссылается на случаи появления мутаций у некоторых видов дикорастущего люпина, поставленного в культурные условия. После нескольких лет возделывания среди типичных синецветковых форм внезапно появляются растения с розовыми цветками, которые в последующем поколении сохраняют эту окраску.

В 1956 г. в посевах люпина в Ботаническом саду АН БССР

среди типичных растений синей и фиолетовой окраской цветков многолетнего малоалкалоидного люпина появилось растение с красивой нежной канареечно-розовой окраской цветков. Высевался люпин в 1952 г., и до 1956 г. все растения на делянке имели синюю и фиолетовую окраску цветков. (Семена люпина получены с Зазерской опытной станции). Очевидно, это результат переопыления с другими формами, потому что на территории Ботанического сада в то время произрастали многолетний горький люпин и различные виды однолетних люпинов.

Характерная биологическая особенность люпина состоит в диморфном характере его пыльников. Из 10 пыльников 5 имеют удлиненную форму, а 5 — почковидную. Семена также разнообразны по величине, форме и окраске. Чаще они имеют почковидную форму. У всех видов люпина, произрастающих в странах Америки, за исключением изменчивого люпина *(L. mutabilis)*, мелкие семена.

Виды люпина, происходящие из средиземноморских стран, характеризуются крупносемянностью. Исключение составляет лишь люпин жестковолосистый *(L. hirsutus)*, который хотя и считается средиземноморским, но имеет мелкие семена. При прорастании семядоли люпина выносятся на поверхность и зеленеют.

Без заражения люпина клубеньковыми бактериями и при одновременном недостатке азота в почве растения часто приобретают желтую, а формы, способные к образованию антоциана, красную окраску вегетативных органов и медленно развиваются.

Растения люпина обладают способностью накапливать во всех органах большое количество белковых веществ. Содержание их в семенах часто составляет 40—45, а иногда 50% и больше, а в листьях — 30—33%. В литературе имеются указания, что в отдельных случаях содержание белковых веществ в семенах люпина достигает 61%.

Люпин способен также продуцировать и накапливать значительное количество алкалоидов. В настоящее время в различных его видах обнаружено более 15 алкалоидов; содержание их в семенах иногда достигает 4% и более.

Происхождение культурных видов и форм люпина довольно ясно. В ряде стран (Португалия, Испания, Италия, Греция, Египет и т. д.) люпины узколистный, желтый, белый распространены как в культуре, так и в диком состоянии. Причем существенной разницы между возделываемыми и дикорастущими растениями почти нет. П. М. Жуковский писал, что «люпин принадлежит к той группе культурных растений, которые еще в настоящее время не имеют разрыва со своими дикими родичами».

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ЛЮПИНА

Люпин узколистный, или синий (*L. angustifolius*), очень распространенный вид. Он давно вошел в культуру и используется на зеленое удобрение в странах Западной Европы и Советском Союзе. Малоалкалоидные сорта узколистного люпина, выведенные в последние годы, широко применяются в сельском хозяйстве в виде зерна, зеленой массы и силоса.

Дикорастущий узколистный люпин — типичный представитель флоры лавовых потоков (П. М. Жуковский, 1928). Растения этого вида люпина однолетние, травянистые, с прямым, хорошо развитым и сильно ветвящимся стеблем. Высота их при благоприятных условиях произрастания достигает 1,5 *м*, обычно же 80—100 *см*. Корень стержневой со множеством боковых разветвлений. Боковых корней больше, чем у других видов люпина. Клубеньковые бактерии поселяются на главных и боковых корнях; корневая система может развиваться вглубь до 2 *м*. Ветвление стебля начинается от его основания и идет по всему побегу до самой верхушки. В условиях БССР количество боковых ветвей у отдельных сортов и форм варьирует от 25 до 50. Цветки имеют различную окраску. Чаще они синие, нередко розовые, голубые, сиреневые, белые, серые и др.

Одни авторы считают, что узколистный люпин является самоопылителем. По мнению Н. И. Шарапова (1949), опоражнивание пыльцевых мешков у этого вида люпина происходит еще в фазе бутона, когда исключается возможность попадания чужой пыльцы. А. И. Алексеенко (1951) отмечает, что в изолированных кистях процент завязывания у узколистного люпина не снижается, а, наоборот, увеличивается. В дождливую погоду снижается процент прорастания пыльцы и процент оплодотворения, поэтому в этом случае находившиеся под изолятором кисти находятся в более благоприятных условиях. Другие авторы допускают возможность у этого вида люпина и перекрестного опыления.

Семена узколистного люпина требуют для прорастания много влаги (поглощают 170% воды по отношению к своему весу). Минимальная температура для прорастания семян 2—4° оптимальная 27—28° (Н. И. Шарапов). Физиологическая спелость семян наступает значительно раньше уборочной. К произрастанию способны даже недозревшие семена.

Среди крупносемянных видов узколистный люпин самый скороспелый. Это позволяет продвигать его культуру в более северные районы страны. Продолжительность вегетационного периода узколистного люпина в условиях Белоруссии в среднем 100—120 дней, причем на суглинистых почвах она несколько больше (около 155 дней), чем на супесчаных. Период

вегетации зависит от метеорологических условий и генотипических особенностей сорта.

Наши многолетние наблюдения и данные других авторов показали, что у большинства сортов узколистного люпина период вегетации в Белоруссии равен 105—106 дням. В более влажное и холодное лето он увеличивается до 121 (1956) и даже 140 дней (1958). Продолжительность отдельных фаз развития также зависит от погоды. Наблюдениями установлено, что период от посева до всходов составляет 5—7 дней, от всходов до цветения — 40—60 и от цветения до полной зрелости — 44—58, а в неблагоприятные годы — 70—76 дней.

Сырая и прохладная погода особенно отрицательно влияет на заключительный период развития люпина — период от конца цветения до созревания семян. Например, в холодное и сырое лето 1956 и 1958 гг. время от цветения до созревания семян в условиях наших опытов было на 24—28 дней больше, чем в теплые годы.

На продолжительность вегетации люпина большое влияние оказывает интенсивность солнечной инсоляции. М. А. Потресова (1950) ряд лет наблюдала за изменчивостью скороспелости отдельных форм узколистного люпина. Ею установлено, что при достаточной влажности почвы (80% от полной влагоемкости) и при сильной инсоляции и высокой температуре воздуха растения сокращали вегетационный период на 15—17 дней. При слабой же инсоляции и при высокой температуре созревание их сильно затягивалось. Такое же влияние на продолжительность вегетационного периода оказывает свет и на другие виды люпина.

По данным Е. К. Алексеева (1951), Н. И. Шарапова (1949) и других авторов, узколистному люпину для созревания необходимо примерно 2400° тепла за период вегетации. Для хорошего накопления зеленой массы люпину нужна достаточная влажность почвы от начала посева до цветения. В то же время узколистный люпин довольно устойчив к засухе, особенно во второй половине вегетации. Благодаря мощно развитой корневой системе он усваивает питательные вещества и влагу из глубоких слоев почвы и хорошо произрастает даже на бедных песчаных и супесчаных почвах.

В отличие от желтого люпина узколистный быстро развивается с начала всходов и дает сразу же стебель. При этом высокоалкалоидные формы люпина от всходов до цветения растут быстрее, чем безалкалоидные и малоалкалоидные формы. К концу цветения эта разница исчезает. Узколистный люпин характеризуется хорошей отзывчивостью на яровизацию. Действие яровизации сказывается прежде всего на сокращении периода вегетации. По данным М. А. Потресовой (1951) и других авторов, при посеве яровизированными семе-

нами узколистный люпин созревает на 7—15 дней раньше. В то же время яровизация не оказывает существенного влияния на его урожай.

Ценность узколистного люпина и других его видов заключается в высоком содержании белка. Количество его в семенах в зависимости от сорта и условий произрастания может колебаться от 26 до 39%. Например, в семенах воронежской репродукции было 26,56, крымской 38,69% белка. В условиях Белоруссии в семенах некоторых сортов этого вида люпина накапливается 28—34% белка.

Большинство сортов узколистного люпина высокоалкалоидные. Содержание алкалоидов, как и белковых веществ, зависит от особенностей сорта, условий произрастания, географического местоположения. В семенах отдельных сортов и форм содержание алкалоидов колеблется от следов до 3% и в листьях от 0 до 1—1,3%. По данным В. С. Федотова (1952), семена крымской репродукции содержали 1,5% алкалоидов, минской —1,29%.

Наряду с высокоалкалоидными сортами в настоящее время выведены сорта узколистного люпина с содержанием алкалоидов 0,005—0,2%. Таковы Беняконский 88, выведенный Беняконской опытной станцией (Гродненская область), Белорусский 155, выведенный б. Белорусской (Зазерской) опытной станцией (Минская область), Тирайнский 2, выведенный Тирайнской опытной станцией (Латвийская ССР), и другие сорта.

К сожалению, малоалкалоидные сорта еще не нашли широкого применения на полях колхозов и совхозов нашей страны и возделываются, как правило, лишь в зонах опытных станций.

Люпин желтый *(L. luteus)* — один из ценных видов рода *Lupinus*. Он песковынослив, обладает мощной азотфиксирующей способностью и высокой белковостью. Высокое содержание легкоусвояемых животными организмами белков и способность накапливать большую органическую массу на малоплодородных не пригодных под другие культуры почвах ставят желтый люпин в разряд высокоценных сельскохозяйственных культур. На окультуренных песчаных почвах он дает до 500—600 и даже 1000 *ц/га* зеленой массы и до 25—30 *ц/га* семян. В зеленой массе (листья и стебли) желтого люпина в пересчете на сухое вещество содержится от 20 до 25% и в семенах от 38 до 48% белка. Этот вид хорошо произрастает и на легких суглинках.

Малоалкалоидные сорта желтого люпина в настоящее время уже широко выращиваются на корм во всех странах Европы, преимущественно на легких песчаных почвах. Используется люпин также на силос и зерно.

Семена безалкалоидного желтого люпина могут применяться в пищевой промышленности.

В отличие от других видов люпина желтый медленно растет в начальный период развития. После прорастания семян и появления 2—4 листочков растение долгое время находится в фазе прикорневой розетки и лишь через 30—35 дней образует стебли и начинает расти быстрее. В пазухах листьев в это время закладываются боковые побеги, которые растут почти одновременно с ростом основного стебля. В зависимости от условий произрастания высота растений колеблется от 50 до 100 *см*.

В диком виде желтый люпин, как и узколистный, распространен во многих странах Средиземноморья. Он отличается от культурного меньшей высотой растений, стелющимися ветвями, менее длинным главным корнем и более мелкими семенами.

Желтый люпин довольно теплолюбивое растение. Его период вегетации длиннее, чем у синего люпина. По данным многих авторов, желтый люпин перекрестноопыляющееся растение. Однако Зенгбуш (1930), А. И. Алексеенко (1951) и другие авторы указывают на возможность у него и самоопыления. А. И. Алексеенко, например, отмечал, что в кистях, находившихся под изоляторами, процент завязывания бобов у желтого люпина не снижался по сравнению с растениями, находившимися в условиях естественного свободного опыления. В руководстве же по апробации сельскохозяйственных культур (1949) указывается на то, что желтый люпин относится к факультативным перекрестникам.

Оптимальная температура для прорастания семян 20—25° С, минимальная 5° С. При теплой погоде и влажной почве всходы желтого люпина появляются на 5—6-й день после посева, при более холодной погоде — на 10-й день. Первые листья образуются через 8—10 дней после всходов. За это время стебель достигает 10—12 *см* высоты. В начальный период жизни растения сильно развивается его корневая система. Наиболее сильный рост происходит в период бутонизации — цветения. К моменту наступления фазы сизых бобиков прирост растения в высоту заканчивается. Урожай зеленой массы после этого повышается главным образом за счет прироста боковых побегов. Скошенный в фазе бутонизации — цветения желтый люпин способен отрасти и давать отаву, если достаточно тепла и влаги.

Корень у желтого люпина стержневой, проникает в почву до 1,5 *м*. На небольшой глубине от главного корня отходят боковые ответвления, причем на более связных почвах их больше, чем на песчаных и супесчаных. По данным К. Д. Болотова (1951) и других, корневая система растения распреде-

ится в почве следующим образом: на глубине 0—10 *см* — 36 40%, 10—20 *см* — 26—28, 20—30 *см* — 20—21, 30—40 *см* — 5—6%

Как и у других видов люпина, цветение кисти у желтого люпина начинается на главном стебле. Продолжительность цветения зависит от погодных условий. В жаркую погоду цветение проходит быстрее, а в холодную и влажную сильно затягивается. В условиях БССР на супесчаных почвах продолжительность цветения в среднем две недели. В сырое и холодное лето растения цветут 20 дней и больше.

Продолжительность отдельных фаз развития зависит не только от метеорологических, но и от почвенных условий. По данным К. Д. Болотова, на тяжелых почвах Всесоюзного института кормов под Москвой период от всходов до цветения в среднем равен 52—54 дням, от цветения до созревания —50—70 дням. Наши наблюдения показали, что на легких супесчаных почвах Белоруссии от посева до появления всходов в разные годы проходит 5—10 дней, от всходов до начала цветения — 50—66 и от начала цветения до конца созревания — от 14 до 66, а иногда 79 дней и более.

Таблица 1

Продолжительность вегетационного периода желтого люпина от начала посева в днях

Сорт	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.
1	128	106	не созр.	136	140
6	128	106	»	136	140
Гюльцовский	—	—	»	—	140
Быстрорастущий 4	—	111	»	136	140
Белосемянный	126	106	»	136	—
Вейко	128	109	»	136	140
Вейко 3	—	—	»	—	140
Боец	126	106	»	136	140
3	128	106	»	—	—
Белорусский	—	—	»	—	140
Скороспелый 5	—	—	»	—	140
190	—	—	»	—	140
Носовский белосемянный	—	109	»	136	

Период вегетации от посева до созревания, как видно из данных табл. 1 и 2, колеблется в разные годы и составляет 106—140 дней. На Бенherконской опытной станции период вегетации желтого кормового люпина селекции этой станции в 1947 г. был равен 150, в 1948 г. 131, а желтого алкалоидного сорта 4646 соответственно 138 и 125 дням. На продолжительность вегетации желтого люпина влияют также сроки высева.

Таблица 2

Продолжительность развития отдельных фаз желтого люпина в днях

Сорт	От посева до всходов					От всходов до цветения		
	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.
1	6	7	10	7	10	51	53	58
6	6	7	10	7	10	52	54	58
Гюльцовский	—	—	—	—	10	—	—	—
Быстрорастущий 4	—	10	10	8	—	—	55	58
Белосемянный	5	3	10	7	10	52	54	58
Вейко	5	10	10	7	10	52	52	58
Вейко 3	—	—	—	—	10	—	—	—
Боец	5	7	10	7	9	52	54	58
3	7	10	—	—	—	57	49	—
Горденяй	—	10	12	—	10	—	53	57
Белорусский	—	—	—	—	10	—	—	—
Скороспелый 5	—	—	—	—	10	—	—	—
190	—	—	—	—	10	—	—	—
Носовский белоснежный	—	10	10	7	6	—	53	58

Сорт	От всходов до цветения		От цветения до полного созреван.				
	1957 г.	1958 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.
1	62	56	71	45	не созр.	67	74
6	62	66	71	44	»	67	64
Гюльцовский	—	64	—	—	»	—	66
Быстрорастущий 4	62	—	—	58	»	67	64
Белосемянный	62	66	69	44	»	67	не созр.
Вейко	68	66	71	56	»	71	64
Вейко 3	—	66	—	—	»	—	64
Боец	62	57	69	44	»	67	64
3	—	—	64	47	»	—	—
Горденяй	—	66	—	58	»	—	не созр.
Белорусский	—	63	—	—	»	—	67
Скороспелый 5	—	51	—	—	»	—	79
190	—	56	—	—	»	—	64
Носовский белоснежный	62	70	—	56		67	не созр.

Так, по Е. К. Алексееву (1951), у кормового белосемянного желтого люпина, высеянного в 1946 г. на супесчаных почвах, период вегетации при посеве 25—29 апреля составлял 110 дней, 12—14 мая — 114—115 дней. На суглинистых почвах при посеве 25—29 апреля этот люпин вегетировал 128—130 дней.

Таким образом, важнейшим фактором, оказывающим влияние на процессы роста и развития желтого люпина, являются метеорологические условия, хотя немалую роль играют также

характер почвы, время посева, густота стояния растений, условия питания и т. д.

Данные многих исследователей и наши наблюдения говорят о том, что вегетационный период у люпина удлиняется при более поздних сроках посева и на связных почвах. Как отмечает Е. К. Алексеев, продолжительность вегетации желтого и узколистного люпинов сильно увеличивается при комплексе факторов, замедляющих вегетацию растений (связные суглинистые почвы, прохладное дождливое лето, разреженный посев и др.).

Среди многочисленных видов люпина желтый люпин — один из высокобелковых. Содержание протеина в его семенах в отдельных случаях достигает 50%. О содержании алкалоидов в литературе данные разноречивы. Тейбер (1883) сообщает, что в семенах желтого люпина имеется до 0,8% алкалоидов, Брам (1922) — 0,347%, по данным других авторов,— 1,7%. В настоящее время выведены малоалкалоидные (0,002—0,2%) и безалкалоидные сорта.

Содержание алкалоидов, как и белков, зависит от условий произрастания, генотипических особенностей отдельных форм и сортов желтого люпина. Этим объясняются расхождения при сравнении данных различных авторов.

Люпин белый *(L. albus)*, называемый иногда египетским, римским и сицилийским. Из всех известных видов люпина — это наиболее древний вид. В дикорастущем состоянии распространен во всех средиземноморских странах и в Абиссинии на песчаных равнинах и холмах (П. М. Жуковский, 1928; Н. И. Шарапов, 1949; В. С. Федотов, 1948).

В СССР этот вид издавна возделывался в Западной Грузии. Как указывают Н. И. Шарапов и Б. М. Либкинд, в прошлом он имел там пищевое значение. В последние годы его больше стали высевать на Украине. Ограниченное распространение этого люпина в СССР, как считают В. С. Федотов (1946) и другие, объясняется тем, что он уступает узколистному и желтому люпинам как сидерационная культура. К тому же белый люпин не имеет скороспелых безалкалоидных сортов, которые могли бы быть использованы для кормовых и пищевых целей. Правда, сейчас завезено несколько сортов безалкалоидного белого люпина, а также выведены отечественные сорта, которые проходят государственное сортоиспытание. Возможно, что они скоро найдут широкое применение в южных районах страны.

Белый люпин однолетнее травянистое растение. Стебли его прямостоячие, при благоприятных условиях произрастания они достигают 2 *м* высоты, светло-зеленые, сильно ветвистые, хорошо облиственные. Окраска цветков белая, светло-синяя, светло-розовая или голубоватая. Вес 1000 семян в

зависимости от формы и условий выращивания 230—520 *г*. Семенная кожура очень гигроскопична и не способна предохранять семена от набухания.

В условиях естественного произрастания, при самосеве, белый люпин развивается как озимое растение. Эти биологические особенности его существования наложили отпечаток на физиологические свойства белого люпина. Он может развиваться как яровое и как озимое растение. На юге белый люпин, кроме посева весной, часто высевается осенью, в октябре, и развивается как озимое растение. Характерной его особенностью является то что в начале вегетации он может переносить значительное понижение температуры. В наших опытах, проведенных в Белоруссии, всходы белого люпина выдержали понижение температуры до —5° С, а в опытах В. С. Федотова даже —7° С.

Белый люпин наиболее позднеспелый по сравнению с другими видами люпина. Вегетационный период его в среднем 140 дней. Однако внутри вида имеются как более скороспелые, так и более позднеспелые формы. Например, сорт Снежинка в условиях БССР созревает почти ежегодно. Продолжительность его вегетации на супесчаной почве в среднем 126—136 дней.

Как и другие виды, белый люпин требователен к теплу, особенно в период налива и созревания семян. Если в начале развития он может расти при сравнительно невысокой температуре, то в дальнейшем требует большего количества тепла (особенно после цветения)

По морфологическим признакам белый люпин относительно однообразен. Семена его обычно сплюснутые, четырехугольные, с закругленными углами, розовато-телесного цвета. Окраска цветков отличается в основном интенсивностью голубого или розового пигмента. По физиологическим признакам белый люпин имеет более выраженные различия. В. С. Федотов (1948) по физиологическим и некоторым морфологическим признакам подразделяет белый люпин на следующие типы:

1. Грузинский. Представлен озимыми формами, которые мало различаются между собой. Для полного его вызревания необходимо, чтобы развитие вначале шло при низких температурах. Для прохождения стадии яровизации этот люпин длительное время также требует низких температур — от 0 до 1° При обычных яровых посевах он долго остается в состоянии розетки и только осенью с наступлением холодов начинает цвести. Формы, относящиеся к этому типу, распространены в некоторых районах Грузинской ССР, где высеваются под зиму и выдерживают температуры до 12—15° мороза. Весной растения достигают 1 *м* высоты и более.

2. Юго-западный (алжирский). Этот тип характеризуется сравнительно медленным ростом в первые фазы и является позднеспелым. Его всходы долго остаются в состоянии розетки, а к началу цветения становятся мощными, толстостебельными. К концу вегетации высота растений достигает 120—150 *см*, а иногда 2 *м*. В результате яровизации период вегетации этого типа значительно сокращается и уменьшается высота растений. Плодоносит обычно хорошо, но вследствие позднеспелости в умеренной зоне не вызревает.

Формы, относящиеся к этому типу, распространены в Алжире, Египте, на юге Италии, в Испании и Португалии.

3. Абиссинский. Характерные формы этого типа встречаются в Абиссинии. По темпам роста в первые фазы и ясно выраженной реакции на яровизацию он сходен с юго-западным типом, отличаясь от последнего менее толстым стеблем, более мелкими листьями и сравнительно длинными междуузлиями. По продуктивности вегетативной массы и семян этот тип люпина характеризуется низкими показателями.

4. Западноевропейский (швейцарский). Растения его более низкорослые, чем других типов, с малой облиственностью. Хорошо реагирует на продолжительность дневного освещения, малопродуктивен по вегетативной массе и урожаю семян.

5. Среднеевропейский (германский). Представителем этого типа является сорт Снежинка. Он встречается в ГДР, ФРГ, Чехословакии, Румынии и Болгарии. Отличается быстрым ростом в первые фазы развития, ранним цветением и небольшим периодом вегетации. При выращивании на коротком дне изменяет внешний вид — стебель утолщается, листья становятся более крупными.

Этот тип люпина продуктивный по зерну и вегетативной массе и довольно скороспелый. Как показали наши опыты, он почти ежегодно вызревает в условиях Белоруссии. Продолжительность вегетационного периода примерно такая же, как и у желтого люпина.

6. Палестинский. Кроме Палестины, встречается в Египте, Италии, Испании и Португалии. Это одна из быстрорастущих форм белого люпина. При яровизации зацветает раньше всех указанных типов этого вида. Дает высокую урожайность вегетативной массы с более ранним ее накоплением, отличается также дружным созреванием и высокой урожайностью семян. Благодаря быстрому росту в первые фазы вегетации этот люпин является наиболее перспективным для пожнивных посевов на зеленое удобрение.

А. И. Атабекова (1961) на основании результатов многолетних исследований по окраске цветков и вегетативных органов растений подразделяет белый люпин на 5 типов.

По урожайности семян и выходу белка на единицу площади белый люпин превосходит другие виды. В. С. Федотов (1948) сообщает, что в опытах Носовской опытной станции (Черниговская область) сорт Снежинка за три года дал в среднем по 51 *ц/га* семян. В наших опытах в условиях Белоруссии на супесчаной почве этот сорт почти ежегодно успешно вызревал и давал урожай семян в разные годы по 30—34 *ц/га*. Однако высокое содержание алкалоидов (до 3% и более) не позволяет использовать его в качестве кормовой культуры. Сейчас уже имеется несколько скороспелых безалкалоидных сортов белого люпина. Так, сорт белый Пшебендовский ранний, как указывают Барбацкий, Янковский (1955), хорошо вызревает во всех районах Польши и используется на корм животным. Изучается также вопрос о применении его семян в хлебопекарной и кондитерской промышленности. Ряд ценных безалкалоидных сортов белого люпина завезен в Советский Союз из-за границы и испытывается в настоящее время на госсортоучастках.

Многолетний (многолистный) люпин *(L. poliphillus)* — многостебельное, хорошо облиственное растение, высотой до 1 *м* и более, с мощно развитой корневой системой. Родина его — Северная Америка, где он произрастает в диком состоянии. Этот вид люпина хорошо акклиматизировался в странах Западной Европы и в различных районах Советского Союза. Первые сведения о нем как о декоративном растении появились в России в 1811 г. Как культурное растение известен 40—45 лет назад.

Ценными хозяйственными качествами многолетнего люпина являются неприхотливость к почвенным и климатическим условиям, раннее созревание семян, высокий коэффициент размножения, способность на протяжении почти 10 лет без пересева наращивать большую органическую массу, богатую азотом. Он менее, чем другие виды этого рода, требователен к теплу, хорошо растет и вызревает в северных районах, отлично переносит суровые зимы и может произрастать далеко на севере, вплоть до Полярного круга. К отрицательным свойствам относятся высокое содержание в семенах и зеленой массе алкалоидов, неравномерность созревания, сильная растрескиваемость бобов, приводящая к большим потерям семян.

По окраске цветков многолетний люпин подразделяется на 4 разновидности: белоцветковые, розовоцветковые, синецветковые и фиолетовоцветковые. Часто цветки имеют двойную окраску: белую и синюю, розовую и белую и т. д.

Это перекрестноопыляющееся растение, хотя некоторые авторы утверждают, что его нельзя считать строго перекрестноопыляющимся, так как в последнее время установлены факты его самоопыления. В этих случаях растения, за редким

исключением, дают мало семян, а в потомстве проявляются более слабый их рост и пониженная плодовитость (Ю. Н. Мамыгин, 1954).

Сильно развитая корневая система многолетнего люпина обладает способностью усваивать питательные вещества из малодоступных для других растений почвенных соединений. Корни его проникают на глубину до 2 *м* (рис. 2). На них об-



Рис. 2. Люпин многолетний второго года жизни

разуется большое количество азотфиксирующих клубеньковых бактерий, которые остаются живыми и зимой (Ф. А. Александров, 1949). Сохранение клубеньков на корнях и зимой, по мнению С. Г. Кузнецова (1946), в какой-то мере способствует раннему началу вегетации и быстрому развитию растений в дальнейшем.

Из почек, расположенных на шейке корня, ежегодно отрастают новые молодые стебли. Благодаря этой особенности многолетний люпин может произрастать на одном месте до 10 лет. В год посева он развивается медленно, образуя только розетку прикорневых длинночерешковых листьев, и наращивает небольшую зеленую массу. При посеве весной лишь отдельные растения к осени образуют единичные стебли с небольшой цветочной кистью. Но уже на 2-й год жизни растение развивает несколько стеблей, и в последующие годы количество их все увеличивается, достигая 30—40 штук. За лето многолетний люпин может давать до 3—4 укосов. Наиболее высокий урожай, по данным С. Г. Кузнецова, Ю. Н. Малыгина, Г. Н. Громбчевской (1951) и других, многолетний люпин дает на 3-й год жизни; средний урожай семян 4—5 *ц/га*, а зеленой массы 30—35 *т/га* и больше.

Вес корневой системы уже на 2-й год составляет 25—30% растительной массы, а с 4-го года жизни сравнивается с ве-

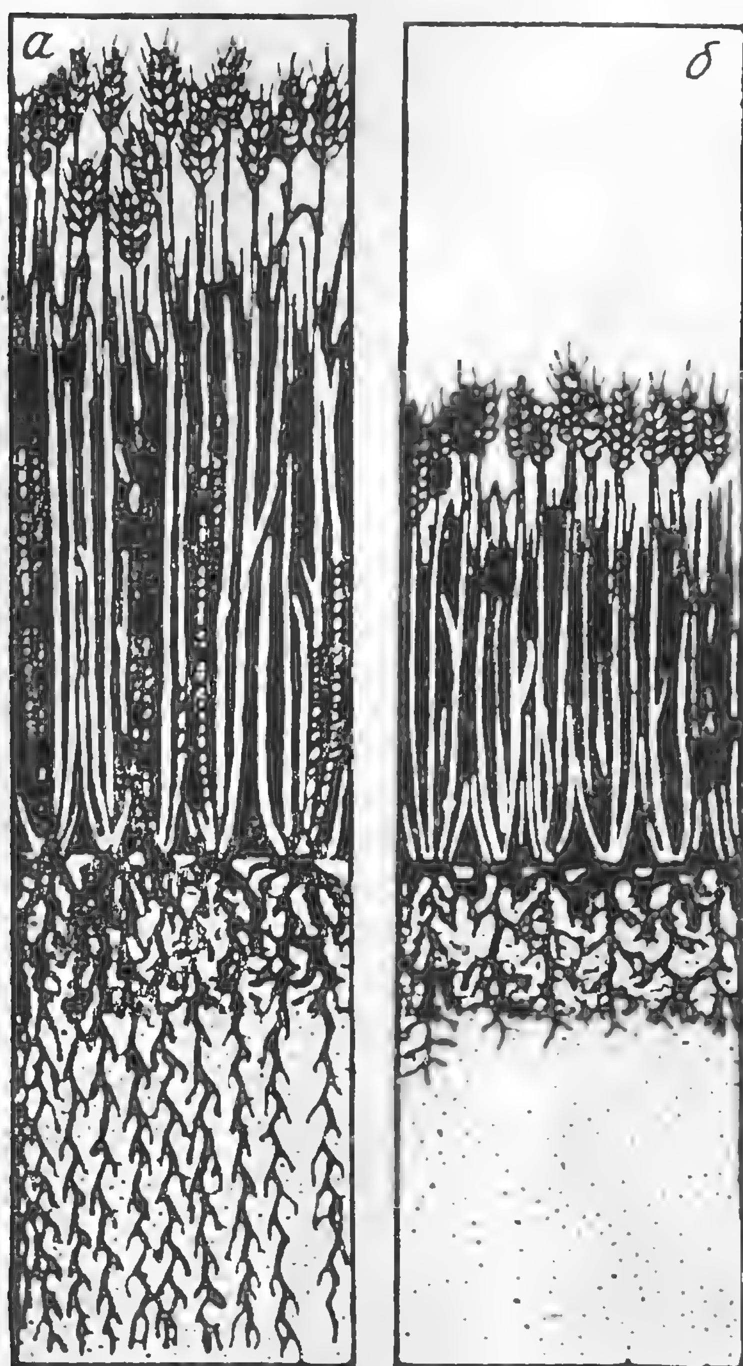


Рис. 3. Влияние корневой системы люпина на развитие растений ржи:

а — по запаханному люпину, *б* — без люпина

сом стеблей и листьев, составляя 30—35 *т/га*. Мощные корни многолетнего люпина, проникая в глубокие слои почвы, сильно разрыхляют ее и облегчают в дальнейшем доступ к ним корням других сельскохозяйственных растений (рис. 3, 4).

Как и другие виды, многолетний люпин характеризуется высоким содержанием белка. Особенно им богаты семена. Много содержится и токсических алкалоидов (в семенах до 4% и более). По этой причине многолетний люпин до недавнего времени использовался исключительно на зеленое удобрение и как декоративное растение. В последнее время в связи с выведением малоалкалоидных сортов перспективность и разносторонность его применения значительно возрастают.

Многолетний малоалкалоидный люпин по сравнению с другими видами хорошо развивается уже ранней весной и может

быть использован для скармливания (выпаса) на корню, он дает за несколько укосов большое количество зеленой массы. В Белоруссии его посевы могут быть использованы в качестве пастбища уже в середине мая.

Белорусским научно-исследовательским институтом земледелия (И. Г. Стрелковым, Я. Н. Свирским, М. Д. Нагорской и др.) выведены кормовые сорта многолетнего люпина — Заозерский и Белорусский — с содержанием алкалоидов в зеленой массе с сотыми долями процента. Однако вследствие легкого переопыления малоалкалоидных растений высокоалкалоидными алкалоидность их может повышаться. Для предохранения малоалкалоидных сортов от засорения высокоалкалоидными необходимо систематически контролировать алкалоидность и изолировать площади малоалкалоидных сортов от высокоалкалоидных. М. Д. Нагорская (1958) изучала малоалкалоидные формы многолетнего люпина и обнаружила среди отобранных ею растений в потомстве алкалоидные особи. Причем горькие растения в большинстве случаев появились из семян нижней половины кисти, примерно до 15—20-го боба. Поэтому автор считает, что при селекции многолетнего люпина наиболее константные безалкалоидные формы можно получить путем отбора семян из верхней части кистей.

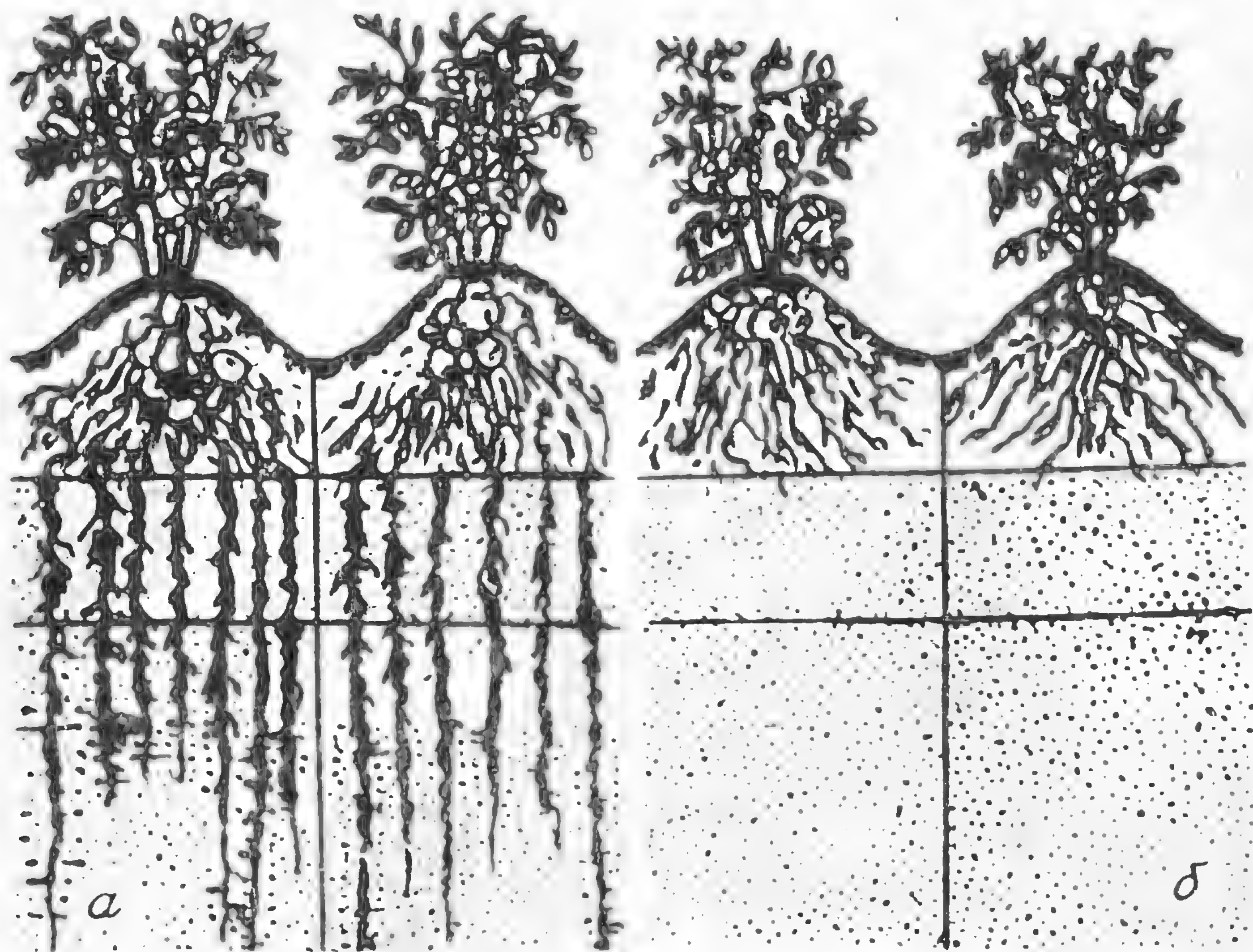


Рис. 4. Влияние люпина на развитие картофеля:
а — по запаханному люпину, *б* — без люпина

Люпин изменчивый (*L. mutabilis*) обладает многими ценными хозяйственными признаками. Накапливает большую ор-

ганическую массу с высоким содержанием азотистых веществ как в семенах, так и в вегетативных частях. Содержание протеина в семенах 45% и выше, в листьях 25—30%. Это самый высокомасличный вид люпина. В его семенах содержится до 21% масла.

Как указывает Новацкий (1958), люпин изменчивый культивировался как декоративное растение в разных странах с 1836 г. Он имеет географические формы, рассматриваемые многими систематиками как подвиды. В диком состоянии люпин изменчивый встречается в Перу, Боливии, Колумбии, где семена его употреблялись в пищу.

Это высокорослое (до 2 *м*) растение со слегка сизыми, как бы покрытыми восковым налетом стеблями и листьями, с рыхлыми длинными цветочными кистями разнообразной, очень красивой окраски и приятным ароматом, напоминающим запах белой акации. Внутри вида имеются формы с темно- и светлоокрашенными вегетативными частями. Средняя высота растений в условиях Белоруссии 150—170 *см*.

Изменчивый люпин хорошо скрещивается с люпином украшенным (*L. ornatus*). По сообщению Новацкого (1958) и А. И. Атабековой (1955), опушенный стебель *L. ornatus* доминирует над голым стеблем изменчивого люпина, покрытого восковым налетом. В результате скрещиваний получается средняя величина семян между этими родительскими формами.

Молодые растения изменчивого люпина развиваются значительно быстрее желтого и некоторых сортов узколистного и белого люпинов. При этом существует зависимость между быстротой роста и количеством ответвлений. По данным Новацкого, быстрорастущие формы начинают давать ответвления только после 8 недель, медленно растущие — в первые недели развития. Характерной физиологической особенностью изменчивого люпина является длительный период его цветения. У разных биотипов оно начинается между 8—11-й неделями со дня посева. Продолжительность цветения отдельных растений иногда более 100 дней, в среднем — 40—50 дней. В наших опытах продолжительность цветения в разные годы колебалась от 34 до 45 дней. Красивая окраска цветков с приятным запахом и очень длительный срок цветения позволяют использовать этот вид в качестве цветочного декоративного растения.

Период вегетации изменчивого люпина в условиях Белоруссии в отдельные годы равен 108—158 дням. При этом вполне зрелые семена обнаруживаются чаще на главном стебле. На боковых же побегах семена не всегда вызревают.

По сравнению с белым и узколистным изменчивый люпин более устойчив к болезням и вредителям. Он также устойчив

пониженным температурам — в стадии облиствения выдерживает до 6—8° мороза.

По данным Новацкого, в семенах изменчивого люпина содержится 48,5—50% сырого протеина, 0,5—1% алкалоидов. В условиях БССР в семенах накапливается 44—45 и в листьях 25—26% протеина. Содержание же алкалоидов в семенах более 3, а в листьях более 1%. Количество белка и алкалоидов у разных форм изменчивого люпина различно и зависит и от биотипа, и от условий произрастания. В изменчивом люпине в основном содержится спартеин (Манске). Новацким (1958) и нами с помощью хроматографического метода было доказано присутствие в нем также гидроксилюпанина, люпанина и двух алкалоидов неизвестной структуры.

В семенах этого вида накапливается до 21% жира, причем в жировой фракции имеется около 2,5% лецитина. Из органических фосфорсодержащих соединений найден фитин, из сахаров — арабиноза и галактоза, много также гемицеллюлозы (около 10%). Проведенный Новацким анализ углеводов показал наличие в семенах изменчивого люпина до 0,6% редуцирующих сахаров. Он содержит довольно много и минеральных веществ. Золы в его семенах около 4%.

Таким образом, наряду с декоративными свойствами изменчивый люпин ценное белково-масличное растение. В этой связи выведение безалкалоидных сортов этого вида люпина очень перспективно. Алкалоидные формы могут служить сырьем для получения алкалоидов и их производных.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ БЕЗАЛКАЛОИДНОГО ЛЮПИНА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЕГО В СССР

Высокое содержание ядовитых для человека и животных алкалоидов (0,7—4% в семенах и 1—1,5% в листьях в пересчете на сухое вещество) долгое время препятствовало использованию люпина в качестве корма и продукта питания. Он употреблялся или при комбинировании с другими кормами, или после удаления из него алкалоидов. Для уменьшения алкалоидов в семенах были предложены различные химические и механические способы — обработка кислотами, вымачивание, смешение с другими безалкалоидными культурами и т. д. Однако удаление алкалоидов путем многократной промывки семян не нашло широкого распространения из-за трудоемкости этого приема. Кроме того, при промывке экстрагировались также белок и другие питательные вещества.

Существование безалкалоидного люпина продолжительное время считалось маловероятным. В связи с этим исследованиям по выведению такого люпина не уделялось долж-

ного внимания. Отсутствие простых методов химического анализа, с помощью которых можно было бы определять количество алкалоидов в растениях, также затрудняло работы по селекции безалкалоидного люпина.

Витмакк (1921), Д. Н. Прянишников (1924) и другие высказали мысль о существовании среди обычных форм растений люпина с пониженным содержанием алкалоидов. Д. Н. Прянишников впервые указал на возможность селекции малоалкалоидного и безалкалоидного люпинов путем последовательного отбора в процессе его культивирования. Баур также говорил, что дикорастущие растения — предки многих культур — тоже содержат алкалоиды. У многих из них в результате тысячелетней культуры удалось найти безалкалоидные мутанты. При обработке большого количества материала, по мнению Баура, можно найти подобные мутанты и у люпина.

В 1930 г. институт селекции в Мюнхеберге сообщил о том, что получены малоалкалоидные формы люпина, которые могут быть использованы на корм и в пищу без предварительной обработки по удалению алкалоидов. Эти малоалкалоидные формы, как писал Зенгбуш, найдены в единичных экземплярах среди миллионов обыкновенных горьких растений. Чтобы отыскать их, Зенгбуш разработал метод быстрого определения содержания алкалоидов и испытал несколько миллионов растений и семян люпина различного происхождения. Малоалкалоидные формы люпина были быстро размножены и явились исходным материалом для создания безалкалоидного сладкого люпина. В результате дальнейшей селекции содержание алкалоидов в желтом люпине, доходившее обычно в семенах до 1,0—1,5%, было снижено до 0,007—0,024%, а в листьях — до 0,0004—0,001%.

Мангольд (1949), Зенгбуш (1934, 1942), а раньше П. М. Жуковский, Д. Н. Прянишников и другие считали, что сладкому люпину принадлежит большое будущее, что в питании людей он может занять такое же место, как соя на Востоке.

Выведение безалкалоидных и малоалкалоидных кормовых форм люпина в Советском Союзе начато в 1923 г. Первоначально работы проводились на Новозыбковской и Московской сельскохозяйственных опытных станциях, а затем во Всесоюзном институте растениеводства и на Полесской и Минской сельскохозяйственных опытных станциях (И. Г Стрелков, 1952).

В 1931 г. в биохимической лаборатории Всесоюзного института растениеводства под руководством Н. Н. Иванова был разработан метод быстрого отбора безалкалоидных форм люпина при помощи реактива Бухарда (раствор йода в йодистом калии), дающего с алкалоидами люпина красно-бурое окрашивание. Методика обнаружения безалкалоидных форм

люпина позволила испытать большое количество образцов и способствовала более быстрому созданию отечественных безалкалоидных сортов. Было обнаружено и отобрано несколько экземпляров желтого, синего, изменчивого и некоторых других видов люпина с низким содержанием алкалоидов. Эти экземпляры и явились исходным материалом для получения отечественных безалкалоидных форм и сортов.

Значительная работа по отысканию безалкалоидных и малоалкалоидных форм люпина была проделана М. Савицким и Н. Прокопчуком (1933) на Минской сельскохозяйственной опытной станции. Было проанализировано почти полмиллиона растений узколистного люпина, из которых три оказались с низким содержанием алкалоидов. Осенью 1932 г. сотрудники станции получили первый урожай от этих растений — около 200 *г* семян с содержанием в них 0,03% алкалоидов.

На Новозыбковской сельскохозяйственной опытной станции Г. А. Васильевым (1938), М. И. Баженовой (1941) было отобрано 120 растений желтого и 344 узколистного люпина с пониженным содержанием алкалоидов. Однако потомство от этих форм оказалось неустойчивым. Как указывают авторы, содержание алкалоидов в первом поколении отобранных образцов снова сильно повысилось. Так, у синего люпина из 21 тыс. растений пониженное содержание алкалоидов сохранилось только у 739 (3,5%), а у желтого из 24 тыс.— у 441 (1,8%). Гибридизация форм с пониженным, но неустойчивым содержанием алкалоидов, по данным М. И. Баженовой, не дала желаемых результатов, а гибридизация малоалкалоидных форм с высокоалкалоидными дала положительные результаты: из 7152 растений у 1034 оказалось около 0,03% алкалоидов. В процессе дальнейшего отбора содержание алкалоидов в семенах люпина постепенно снижалось. В третьем поколении большинство отобранных растений дали семена с содержанием 0,025—0,042% алкалоидов, т. е. здесь уже преобладали малоалкалоидные формы. Отбор в 1938 г. позволил еще больше снизить алкалоидность.

Определение содержания алкалоидов, проведенное биохимической лабораторией ВИР (М. И. Смирновой), показало, что в четвертом поколении некоторые образцы имели лишь следы алкалоидов (до 0,001%). Признаки незначительного содержания алкалоидов сохранились и в последующем.

В 1941 г. посевы малоалкалоидного люпина на Новозыбковской опытной станции и в колхозах Брянской области составили около 2 тыс. *га*. Однако площади посева безалкалоидных люпинов не вышли за пределы деятельности селекционных станций. Так, по данным И. Г. Стрелкова (1952), в 1937 г. площадь под посевами кормовых люпинов в Киевской и Чер-

ниговской областях составляла 2500 *га*, в Орловской—2000 *га*. В Белоруссии к 1941 г было засеяно всего 1500 *га*.

В период Великой Отечественной войны распространение культуры безалкалоидного люпина, как и работы по его селекции, было приостановлено. В послевоенные годы создан ряд кормовых безалкалоидных и малоалкалоидных сортов желтого, узколистного и многолетнего люпинов, широко используемых не только в земледелии, но и в животноводстве в качестве высокоценного корма для сельскохозяйственных животных.

Наряду с расширением работ по выведению безалкалоидных и малоалкалоидных сортов люпина в Белоруссии, как и во всем Советском Союзе, значительно увеличились его посевы. За 1952—1958 гг. в СССР они возросли больше чем в 10 раз.

В 1961 г. площадь под посевами кормового люпина на семена составляла в СССР 400 тыс. *га*, примерно столько же было посеяно на силос. В Белоруссии в 1961 г посевы кормового люпина составили 186 тыс. *га* и в 1962 г. — более 200 тыс. *га*. Однако эти площади еще не достаточны. Благоприятные условия Белоруссии — легкие супесчаные почвы, достаточное количество атмосферных осадков и тепла в летний период — позволяют успешно возделывать эту культуру в больших масштабах.

СОСТАВ АЛКАЛОИДОВ ЛЮПИНА, ИХ СТРОЕНИЕ И СВОЙСТВА

ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АЛКАЛОИДОВ ЛЮПИНА

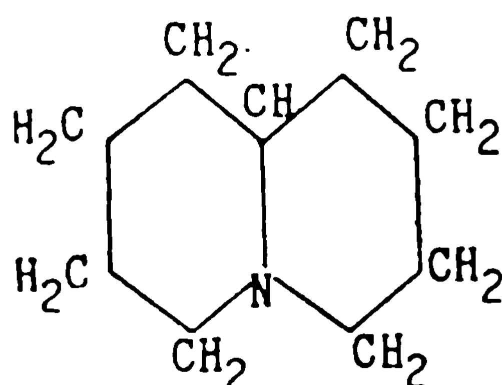
В различных видах люпина найдены следующие алкалоиды: люпинин ($C_{10}H_{19}ON$), люпанин ($C_{15}H_{24}ON_2$), спартеин и пахикарпин (люпинидин) ($C_{15}H_{26}N_2$), гидроксилюпанин ($C_{15}H_{24}O_2N_2$), анагирин ($C_{15}H_{20}ON_2$), ангустифолин ($C_{14}H_{22}ON_2$), термопсин (гексалюпин) ($C_{15}H_{20}ON_2$), пузиллин ($C_{15}H_{18}N_2$), монолюпин ($C_{16}H_{22}ON_2$), дилюпин ($C_{16}H_{26}ON_2$), трилюпин ($C_{15}H_{24}O_3N_2$), тетралюпин ($C_{10}H_{19}NO$), пенталюпин ($C_{16}H_{30}ON_2$), окталюпин ($C_{15}H_{22}O_2N_2$), ноналюпин ($C_{15}H_{24}ON_2$), спатулятин ($C_{30}H_{64}O_5N_2$).

Кроме перечисленных, обнаружены и другие алкалоиды, формулы и свойства которых пока не выяснены.

По распространению и количественному содержанию в растениях основными алкалоидами являются люпинин, люпанин, спартеин и гидроксилюпанин. Однако это положение нельзя считать абсолютно правильным, так как исследовано не более одной четверти видового состава рода люпина. Некоторые люпиновые алкалоиды встречаются в растениях других ботанических родов семейства бобовых, а отдельные из них обнаружены в растениях других ботанических семейств. Например, люпинин — в ежовнике безлиственном *(Anabasis aphylla)* семейства маревых *(Chenopodiacea)*, спартеин — в чистотеле большом *(Chelidonium majus)* семейства маковых *(Papaveracea)*.

Согласно классификации А. П. Орехова (1955), алкалоиды люпина относятся к группе производных пиридина, в которую включается большое число алкалоидов как производных самого пиридина, так и гексагидропиридина — пиперидина. По химическому составу алкалоиды люпина бывают бескислородными и кислородсодержащими. Большая часть из известных алкалоидов имеет состав $C_{15}H_xO_2$, где «х» равен 20, 22, 24 и 26. Значительно реже встречаются также бескислородные основания, основания с одним атомом азота и иным количеством углерода и водорода.

По химическому строению алкалоиды люпина представляют собой азотсодержащие органические вещества, у которых азот входит в состав замкнутых циклических группировок. Основным скелетом их является гетероцикл норлупинан (октагидропиридоколин), представляющий собой бициклическое производное пиридина, включающее два конденсированных пиперидиновых кольца:

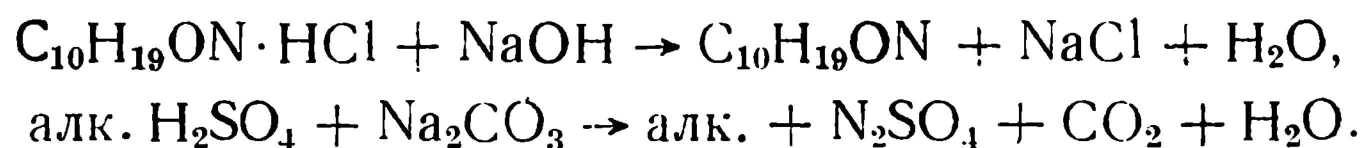


Несмотря на давность открытия алкалоидов люпина, вопрос об их строении долгое время оставался неясным. Только в 1933 г. Винтерфельдом, а в 1949 г. Баккельгейде и Ротчильдом путем синтеза было установлено строение основного их скелета — норлупинана. Все алкалоиды имеют неприятный горький вкус и в различной степени ядовиты для человека и животных.

Алкалоиды люпина имеют свойства оснований, обусловленные наличием атомов азота, входящих в их молекулы. Азот в молекуле находится в третичной форме, т. е. не связан с атомами водорода, а родственные единицы его связаны с другими атомными группами. Как основания с кислотами они образуют соли. Этот процесс аналогичен образованию солей аминов и состоит в присоединении к аминному азоту молекулы кислоты. К каждому аминному азоту может присоединиться один эквивалент кислоты.

Реакцию образования солей алкалоидов, например, с соляной кислотой можно выразить схемой: алк. + HCl — алк. · HCl.

Щелочи, раствор аммиака, карбонаты и бикарбонаты разлагают соли алкалоидов с выделением свободных оснований, например:



$$C_{10}H_{19}ON \cdot HCl + NaOH \rightarrow C_{10}H_{19}ON + NaCl + H_2O,$$

$$\text{алк.}\, H_2SO_4 + Na_2CO_3 \rightarrow \text{алк.} + N_2SO_4 + CO_2 + H_2O.$$

В виде свободных оснований алкалоиды люпина хорошо растворяются во многих органических растворителях — хлороформе, эфире и других и почти нерастворимы в воде. Соли же алкалоидов, наоборот, хорошо растворяются в воде и почти не растворяются в органических растворителях. Учитывая эти свойства, применяют те или иные приемы извлечения ал-

лоидов из растительного сырья, в котором они обычно находятся в виде солей органических кислот.

С солями некоторых тяжелых металлов, например хлорной ртути, со многими комплексными соединениями — кремневольфрамовой ($12WO_3\,SiO_2 \cdot 4H_2O$), фосфорновольфрамовой ($H_3PO_4 \cdot 12WO_3 \cdot 2H_2O$), фосфорномолибденовой кислотами ($H_3PO_4 \cdot 12MoO_3 \cdot 2\,H_2O$), реактивом Драгендорфа (KBI_4) и другими, а также с некоторыми органическими веществами (пикриновая кислота и др.) алкалоиды люпина образуют сложные не растворимые в воде соединения.

Одним из специфических реактивов, дающих характерные кристаллические осадки с алкалоидами люпина, является аммонийная соль тетрароданодиаминохромата, или соль Рейнеке. Со свежеприготовленным раствором этого реактива каждый из алкалоидов люпина дает характерные, хорошо кристаллизующиеся труднорастворимые в воде комплексные соли (рейнекаты). Рейнекаты легко растворяются в ацетоне и спирте. На этих свойствах основаны многие реакции обнаружения, количественного определения и идентификации люпиновых алкалоидов.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И СТРОЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ АЛКАЛОИДОВ ЛЮПИНА

Люпинин ($C_{10}H_{19}ON$). Среди алкалоидов, имеющихся в различных видах люпина, люпинин по своему строению наиболее простое соединение. В природе он встречается в желтом (*L. luteus*), черном (*L. nieger*), Пальмера (*L. Palmeri*) люпинах, обнаружен также в изменчивом (*L. mutabilis*) и др. Впервые люпинин был открыт в 1835 г. Кассола в семенах желтого люпина. В чистом виде, как указывает А. П. Орехов (1955), выделен в 1865 г. Зивертом, а в 1881 г. Баумертом. В значительных количествах содержится также в ежовнике безлиственном (*Anabasis aphylla*) вместе с основным алкалоидом этого растения анабазином. Вильштеттером и Фурно (1910), а также Шмидтом (1904) подробно описаны свойства люпинина.

По физическим свойствам люпинин — кристаллическое вещество с температурой плавления 69—70° и температурой кипения 269—270°; хорошо растворяется в спирте, эфире, хлороформе, воде, причем лучше в холодной, хуже — в петролейном эфире, из которого он кристаллизуется в виде бесцветных призматических и ромбических кристаллов.

По химическим свойствам люпинин является сильным основанием. Он разлагает аммиачные соли с выделением аммиака; с кислотами дает хорошо кристаллизующиеся соли, на-

пример с соляной кислотой — хлоргидрат $C_{10}H_{19}ONHCl$, представляющий собой бесцветные кристаллы призматической формы с температурой плавления 212—213° С; с хлорным золотом образует хлороаурeат $C_{10}H_{19}O \cdot HAuCl_4$ в виде игл с температурой плавления 196—197° С; с хлористой платиной —

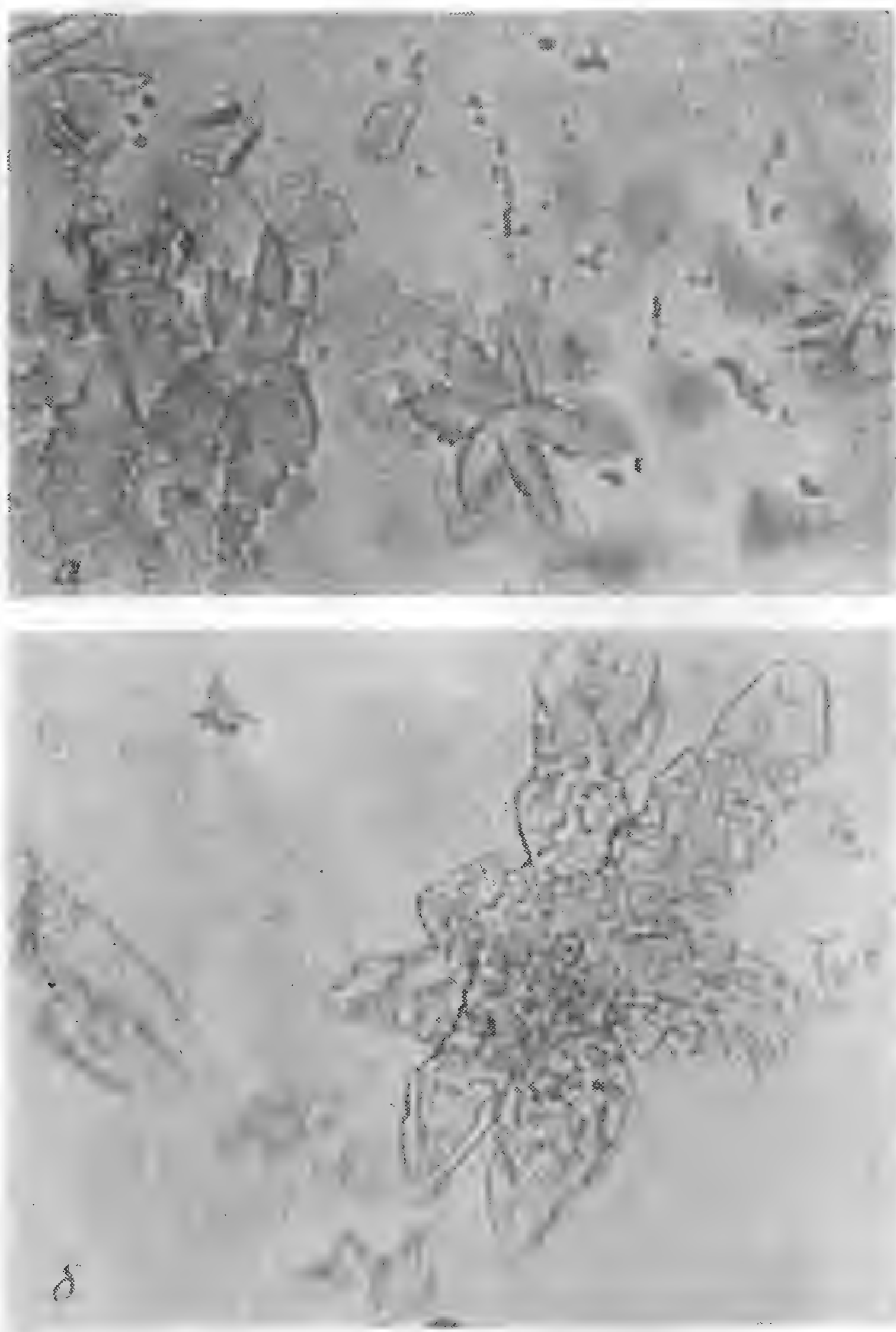


Рис. 5. Рейнекат люпинина из водного раствора:
а — увеличено в 120, *б* — в 280 раз

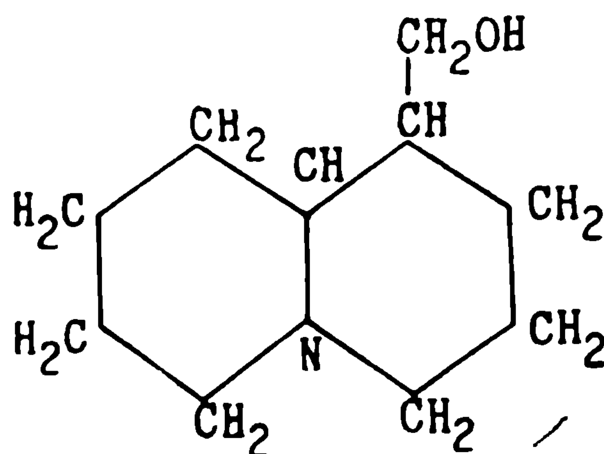
хлороплатинат $(алк.)_2 \cdot H_2PtCl_6$), представляющий собой желтые кристаллы с температурой плавления 163—164° С. С некоторыми органическими кислотами он образует кристаллические соли: с пикриновой кислотой пикрат с температурой плавления 163—164° С; бензоат, представляющий собой кристаллы игольчатой формы с температурой плавления 49—50° С, и др.

С свежеприготовленным раствором соли Рейнеке люпинин дает хорошо кристаллизующиеся рейнекаты звездообразной и других форм (рис. 5).

В отличие от других алкалоидов люпинин в кислом растворе не образует нерастворимых соединений с хлорной ртутью. Это свойство используется для отделения люпинина от спартеина, который дает с хлорной ртутью труднорастворимый осадок.

Люпинин легко окисляется хромовым ангидридом в сернокислом растворе и дает при этом одноосновную хорошо кристаллизующуюся люпининовую кислоту ($C_9H_{16}NCOOH$), представляющую собой длинные иглы с температурой плавления 255° С. При декарбоксилировании она превращается в норлупинан. При действии водоотнимающих средств люпинин теряет молекулу воды и переходит в ненасыщенное соединение ангидролупинин состава $C_{10}H_{17}N$. Это бесцветное масло с неприятным запахом, с температурой кипения 216—217° С. Правильная эмпирическая формула люпинина $C_{10}H_{19}ON$ была установлена в 1902 г. Вильштеттером и Фурно. Ими же впервые было высказано мнение о бициклической структуре молекулы этого алкалоида.

На основании свойств люпинина было предложено его строение:

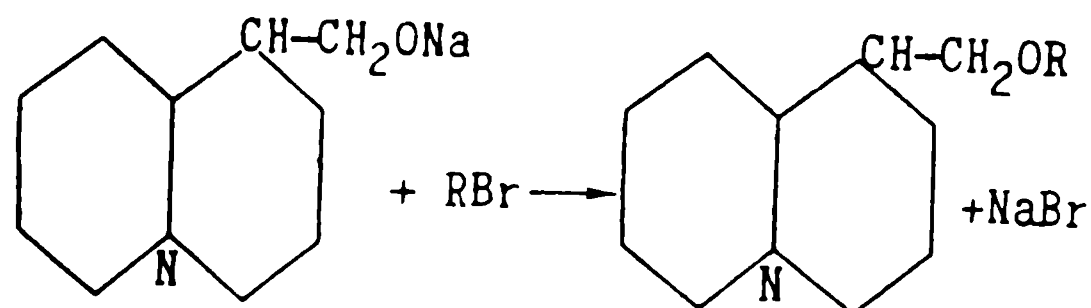


Эта формула была затем подтверждена Клемо, Ромеджем, Винтерфельдом, Гольшнейдером и Репером (1931) путем синтеза норлупинана.

Люпинин служит исходным материалом для проведения различных химических синтезов. Являясь аминоспиртом с первичной спиртовой группой, он легко вступает в реакцию со спиртами, галоидалкилами и другими соединениями. Как показали исследования А. С. Садыкова (1956), он свободно вступает в реакцию с металлическим натрием, образуя люпинат натрия.

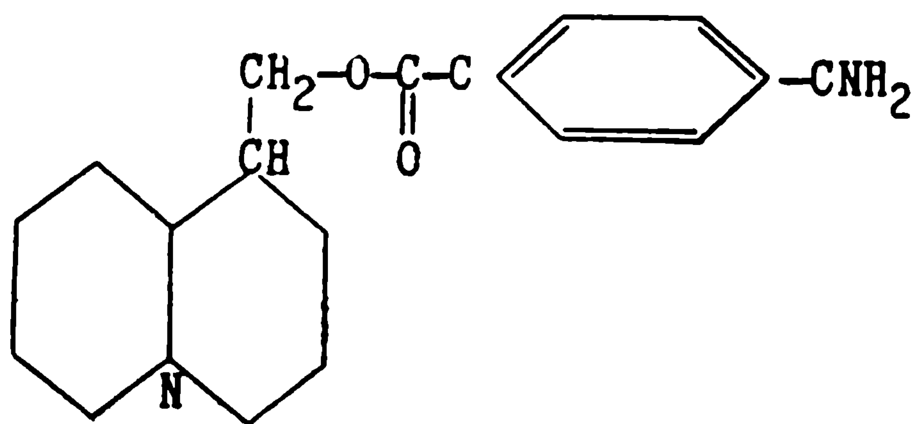
А. С. Садыков получил серию простых эфиров люпинина со многими радикалами жирного и ароматического ряда. Исходными материалами в этом синтезе были люпинат натрия и галоидалкилы. Реакции проводились в растворе соответст-

вующих спиртов при кипячении 3—5 *час*. Реакцию получения этих эфиров можно выразить схемой



Как указывает автор, для первых четырех радикалов жирного ряда (CH_3; C_2H_5; C_3H_7; C_4H_9) полученные эфиры хорошо кристаллизуются из ацетона в виде бесцветных кристаллов. Они хорошо растворяются в воде и органических растворителях — эфире, хлороформе и др. При этом эфиры ароматического ряда были синтезированы из хлорлюпинина и соответствующих соединений. Реакция получения этих эфиров протекает, как сообщает А. С. Садыков, при нагревании эквимолекулярных количеств исходных продуктов в присутствии едкого натра при температуре 130—140° С в течение 3—4 *час* (на масляной бане или в запаянной трубке). Таким образом были получены фениловый, крезиловый, нафтиловые и другие эфиры люпинина. Все эти продукты, за исключением фенилового и диэтиламиноэтилового эфиров, — кристаллические вещества. Фениловый и диэтиламиноэтиловый эфиры представляют собой маслообразные жидкости, которые хорошо растворяются в органических растворителях и плохо в воде и дают хорошо кристаллизующиеся пикраты и йодметилаты.

Ряд производных люпинина получен М. М. Кацнельсоном и М. И. Кабачником (1935, 1936). Особый интерес из них представляет эфир парааминобензойной кислоты и люпинина — парааминобензоиллюпинин:



Исходными веществами в этом синтезе являлись паранитробензоилхлорид и люпинин. Бензоиллюпинин обладает анестизирующими свойствами и его действие сходно с новокаином.

И. Л. Кнунянц и З. В. Беневольская (1937) на основе люпинина синтезировали аналоги противомалярийных веществ плазмохина и акрихина. Полученные соединения 6-метокси-8-люпиниламинохинолин и 2-метокси-6-хлор-9-люпиниламино-

акридин являются малотоксичными веществами и обладают сильным антималярийным действием. Так, первое из них действует против малярийных плазмодий в дозе 0,08 *мг*, второе — в дозе 0,8 *мг*. Физиологические свойства этих веществ, особенно акридинового препарата, по мнению авторов, можно использовать в фармакологии, заменив дорогостоящие синтети-



Рис. 6. Рейнекат люпанина из водного раствора (увеличено в 600 раз)

ческие противомалярийные препараты препаратами на основе люпинина.

Люпанин ($C_{15}H_{24}N_2O$) — наиболее широко распространенный алкалоид. По данным различных авторов, он содержится в люпине белом (*L. albus*), узколистном (*L. angustifolius*), многолетнем (*L. poliphyllus*), ветвистом (*L. termis*), редком (*L. laxus*), Кинга (*L. Kingii*), древовидном (*L. arboreus*), хвостатом (*L. caudatus*), мохнатом (*L. vilosus*), макоунии (*L. macounii*). Этот алкалоид найден также в других растениях семейства бобовых, например в некоторых видах ракитника (*Cytisus*).

Люпанин встречается как в оптически активной (*d* и *l*) форме, так и рацемической (*dl*). Как обычный препарат он представляет собой густое вязкое масло. Из петролейного эфира рацемический люпанин легко кристаллизуется в виде бесцветных призматических пластинок с температурой плавления 98—99° С. Оптически активный люпанин кристаллизуется значительно труднее, чем рацемический. Как и другие алкалоиды, люпанин хорошо растворяется в органических растворителях — эфире, хлороформе и др. С солью Рейнеке дает рейнекат (рис. 6).

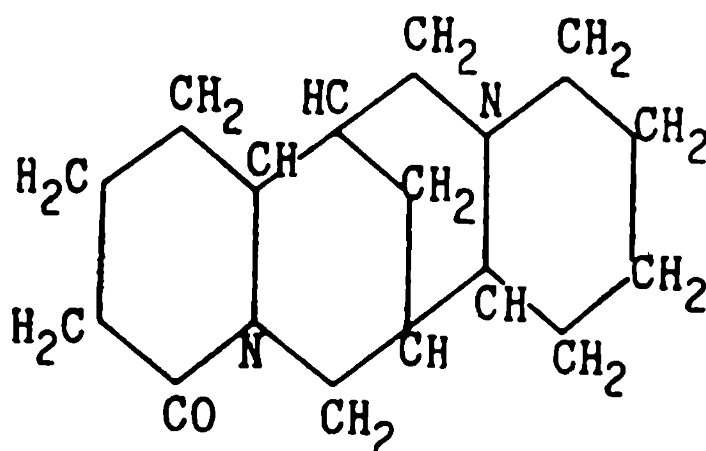
Структурная формула люпанина долгое время оставалась невыясненной. Лишь в результате исследований Томсона и Бергергофа, Клемо и Репера (1933), Винтерфельда и Кнейера

(1931), а также других авторов было установлено его строение. Важное значение при этом имели работы Инга (1933, 1935) по каталитическому гидрированию алкалоида анагирина ($C_{15}H_{20}N_2O$), содержащегося в люпине хвостатом и некоторых других видах, и Винтерфельда и Ренсберга (1935). Они показали, что если анагирин подвергать каталитическому гидрированию в присутствии платины, то к нему присоединяются четыре атома водорода и образуется соединение $C_{15}H_{24}ON_2$, сходное по своим свойствам с люпанином. При окислении спартеина Винтерфельд и Ренсберг получили также продукты, идентичные люпанину.

При восстановлении же люпанина йодистоводородной кислотой был получен продукт, тождественный спартеину ($C_{15}H_{26}N_2$). Так, Клемо и Лейч показали, что при нагревании люпанина в запаянных трубках с йодистоводородной кислотой при 220° он превращается в дезоксилюпанин, т. е. в *dl*-спартеин. Эти данные были подтверждены опытами Клемо, Репера и Тенисвуда, восстановивших этим способом *d* и *l*-люпанины соответственно в *d* и *l*-спартеины.

Таким образом, в результате исследований была выяснена генетическая связь между анагирином и спартеином, с одной стороны, и люпанином — с другой.

На основании работ этих авторов для люпанина была предложена формула



В дальнейшем путем лабораторного синтеза оксиспартеина Клемо и Репер подтвердили такое строение люпанина. Он является тетрагидропроизводным анагирина, имеющего эмпирическую формулу $C_{15}H_{20}ON_2$. Люпанин можно рассматривать также как кислородсодержащее производное спартеина ($C_{15}H_{26}N_2$), отличающееся от спартеина наличием в молекуле карбонильной группы вместо метиленовой.

Спартеин (люпинидин) ($C_{15}H_{26}N_2$) — один из часто встречающихся алкалоидов. Впервые был открыт Стенхаузом в 1851 г. в дроке обыкновенном (*Spartium scoparium*), а в дальнейшем обнаружен в люпине желтом (*L. luteus*), бородатом (*L. barbiger*), редком (*L. laxus*), черном (*L. nieger*), изменчивом (*L. mutabilis*) и др. Спартеин часто встречается в

других ботанических родах семейства бобовых, особенно в различных видах ракитника.

По физическим свойствам представляет собой бесцветное, густое масло, темнеющее на воздухе, с температурой кипения 125° С; плохо растворим в воде, в органических растворителях — эфире, хлороформе, в спирте растворяется хорошо. При взаимодействии с кислотами образует хорошо кристаллизующиеся соли: сульфат ($C_{15}H_{26}N_2 \cdot H_2SO_45H_2O$) — кристаллы ромбической формы с температурой плавления 159—162° С;

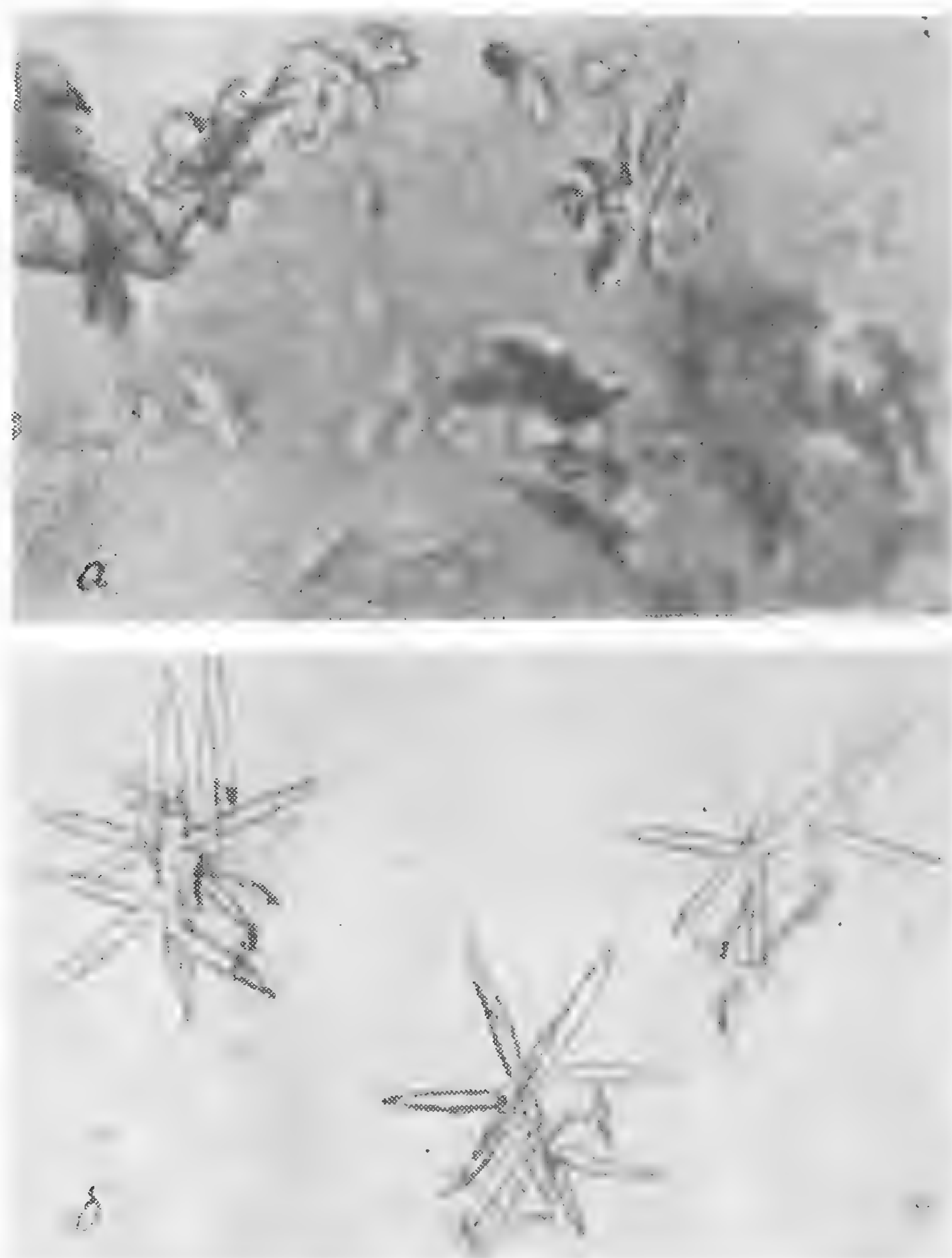
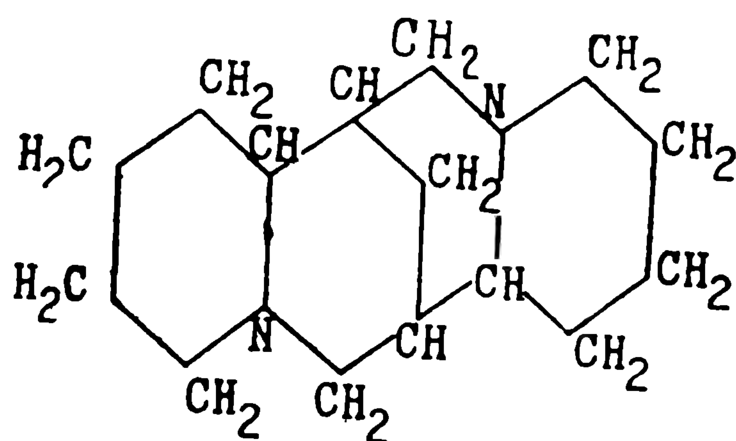


Рис. 7. Рейнекат спартеина из водного раствора (по Виршовскому):
а — увеличено в 600, *б* — в 180 раз

дигидройодид $C_{15}H_{26}N_22HJ$ с температурой плавления 257—258° С; хлороплатинат $C_{15}H_{26}N_2H_2PtCl_6 \cdot 2H_2O$, кристаллизующийся в виде призм с температурой плавления 208° С; хлороаурeат $C_{15}H_{26}N_2 \cdot HAuCl_4$ пикрат; рейнекат — кристаллы иглообразной или листообразной формы (рис. 7).

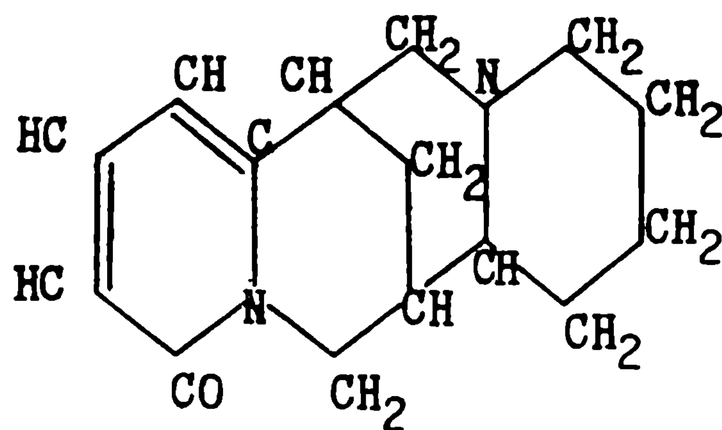
По строению спартеин близок люпанину, отличается от него отсутствием атома кислорода и, следовательно, является дезоксилюпанином:



Анагирин ($C_{15}H_{20}O_2N_2$) содержится в разных видах люпина, главным образом американского происхождения: макоунии, хвостатом, пузиллюс, редкоцветном и в растениях других видов семейства бобовых, например в анагирисе вонючем (*Anagyris foetida),* из семян которого он был впервые выделен. В 1934—1937 гг. анагирин был обнаружен А. П. Ореховым, Е. Л. Гуревич, С. С. Норкиной, Н. Ф. Проскуниной и Т. Н. Наркузаевым в термопсисе ланцетовидном (*Thermopsis lanceolata*), аммодендроне Коноллии (*Ammodendron Conollyi)* и в ряде других видов ракитника, дрока.

Препарат анагирина представляет собой аморфную стекловидную массу светло-желтого цвета. Температура кипения его 210—215° С. Хорошо растворяется в холодной воде, хлороформе, эфире, хуже — в петролейном эфире и горячей воде. С кислотами образует кристаллизующиеся соли. Из солей представляет интерес перхлорат — соль хлорной кислоты. Это бесцветные кристаллы игольчатой формы. В отличие от других солей анагирина перхлорат нерастворим в холодной воде, что может быть использовано для отделения анагирина от других сопутствующих алкалоидов.

В 1933 г. Инг показал, что при каталитическом гидрировании анагирин превращается в тетрагидроанагирин $C_{15}H_{24}ON_2$, идентичный *l*-люпанину; при электролитическом же восстановлении из него получается гексагидродезоксианагирин $C_{15}H_{26}N_2$, сходный со спартеином. В настоящее время для анагирина принято следующее строение:



Как видно из этой формулы, в молекуле анагирина, как и в молекуле люпанина, имеется один атом азота третичного характера, который более реакциеспособен; второй атом азота находится в группировке >N—CO и неактивен.

Гидроксилюпанин ($C_{15}H_{24}O_2N_2$) является сопутствующим основанием люпанина. Вместе с последним содержится в люпинах белом, узколистном, многолетнем и других. В некоторых видах встречается иногда независимо от люпанина, например в люпине веселящем (*L. hilarianus*).

Открыт гидроксилюпанин в 1904 г. Бергом, подробно исследован Беркелем. В виде свободного основания кристалли-

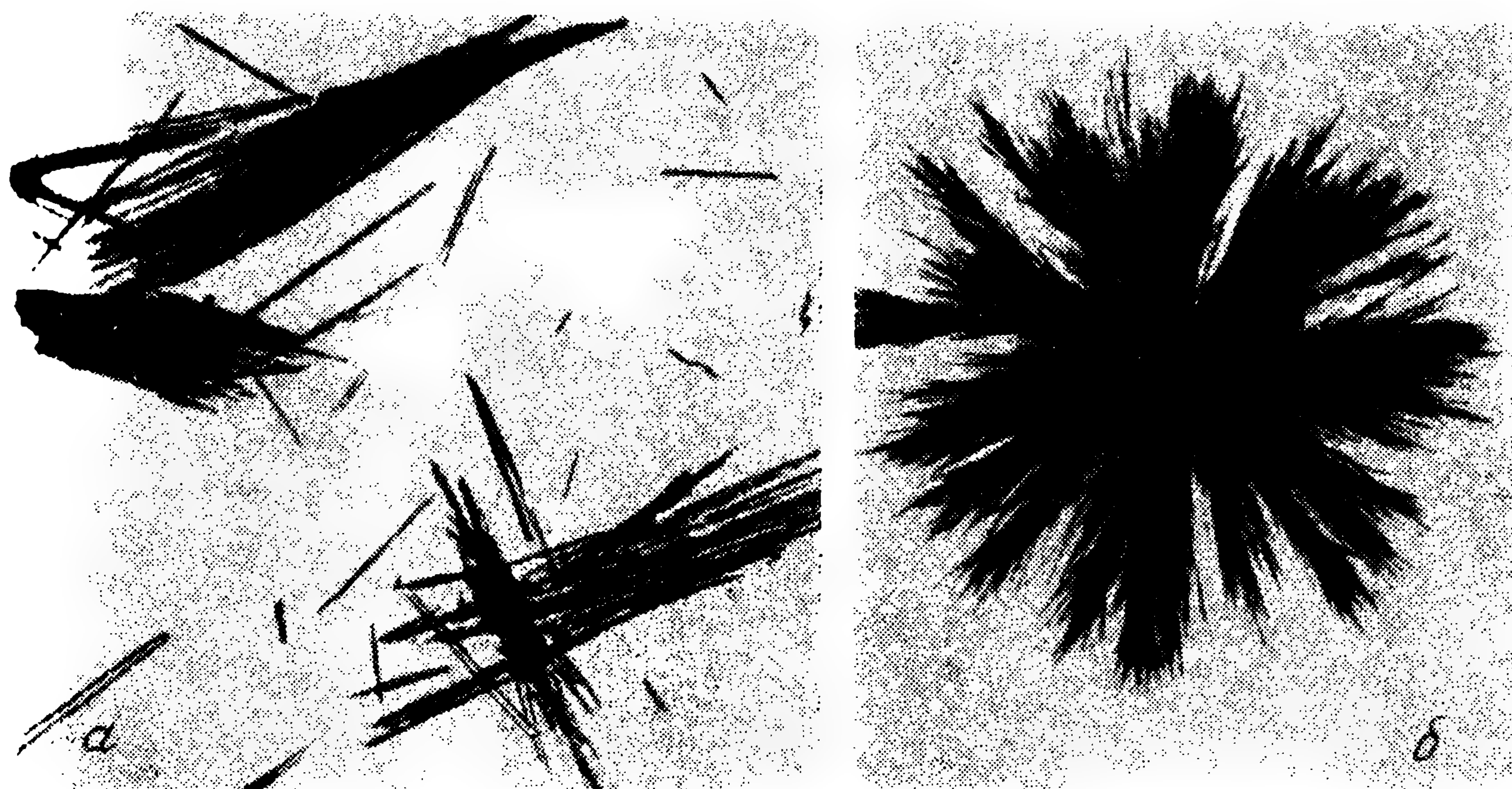
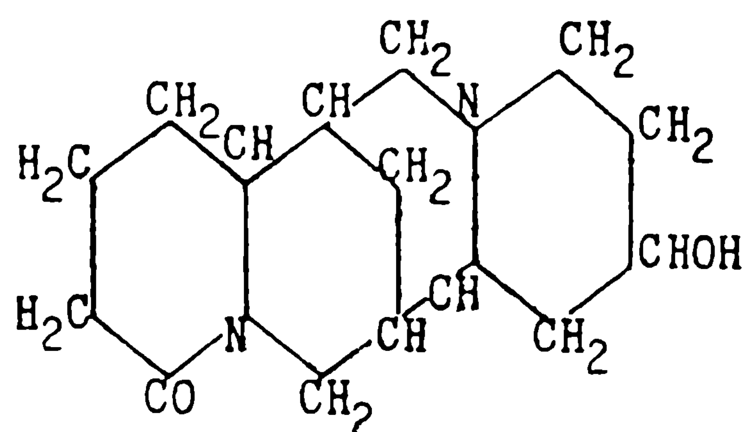


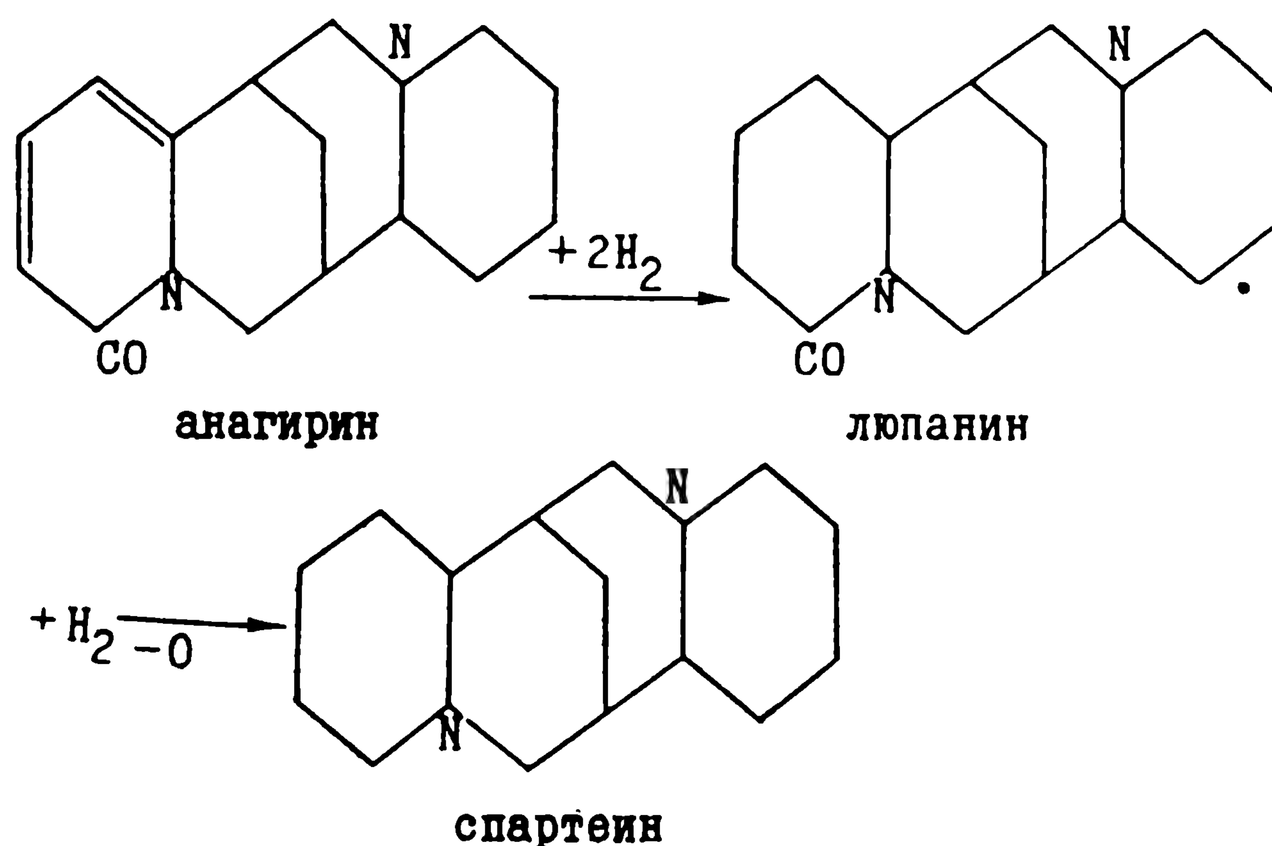
Рис. 8. Рейнекат гидроксилюпанина из водного раствора:
а — увеличено в 180, *б* — в 120 раз

зуется в форме ромбических призм с двумя молекулами воды при температуре плавления 76—77° или 172—174° (безводный). С кислотами образует кристаллические хорошо растворимые в воде соли. С раствором соли Рейнеке образует характерные иглоподобные кристаллы, собранные в виде своеобразных пучков (рис. 8).

Строение молекулы гидроксилюпанина сходно со строением молекулы люпанина. От последнего он отличается наличием одной гидроксильной группы вместо одного водорода. Для гидроксилюпанина принята следующая формула:



При восстановлении этот алкалоид переходит в люпанин, при дегидратировании серной кислотой образуется дегидрооснование $C_{15}H_{22}ON_2$, дающее при каталитическом гидрировании также люпанин. При сопоставлении строения анагирина, люпанина, спартеина и гидроксилюпанина видно, что между ними существует генетическая связь, т. е. при определенных условиях каждый из них может перейти друг в друга. Это превращение схематически можно изобразить так:

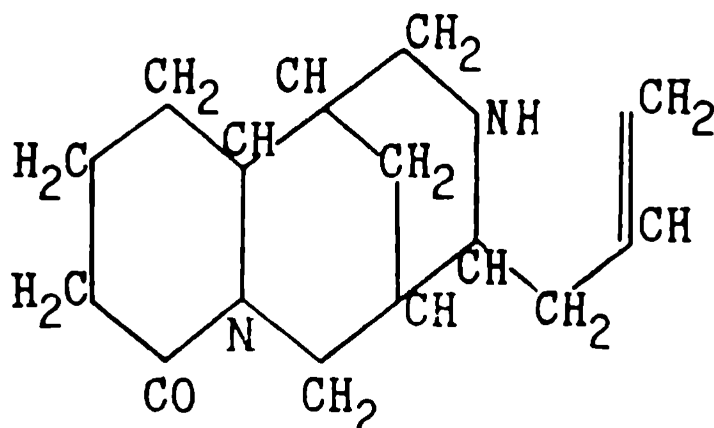


Клемо, Марион считают, что приведенная для люпанина, спартеина и анагирина кольцевая система лежит в основе всех люпиновых алкалоидов с 15 углеродными атомами.

Хотя в настоящее время нет достаточных экспериментальных данных о взаимопревращении люпиновых алкалоидов в растении, однако на основании близкого строения их возможно допустить такое взаимопревращение в ходе непрерывно совершающегося в растении процесса окислительно-восстановительных реакций. Для выяснения этого вопроса целесообразно ставить опыты по включению в метаболические реакции меченых алкалоидов и изучению продуктов этого обмена.

Ангустифолин ($C_{14}H_{22}ON_2$) выделен недавно Вевюровским, Галиновским и Братек (1957) из растений узколистного, белого и многолетнего люпинов, в которых он составляет около 5% общего количества алкалоидов. Позже был найден в желтом люпине. Этот алкалоид имеет на один атом углерода меньше, чем люпанин, гидроксилюпанин, спартеин. В чистом виде ангустифолин представляет собой кристаллическое вещество с температурой плавления 80° С; хорошо растворяется в воде и органических растворителях, за исключением петролейного эфира. Как и другие люпиновые алкалоиды, с кислотами образует соли.

При гидрировании в присутствии платины этот алкалоид превращается в бескислородное соединение $C_{14}H_{26}N_2$, которое при распаде выделяет γ-аминомасляную кислоту. На основании данных изучения химических и спектральных свойств для ангустифолина предложена следующая структурная формула:



Кроме описанных, в различных видах люпина имеется много других алкалоидов, строение и свойства которых пока еще не выяснены. Однако для ряда этих алкалоидов установлены суммарные формулы и выяснены некоторые физические и химические свойства.

Термопсин, или гексалюпин ($C_{15}H_{20}ON_2$), встречается как в растениях люпина, так и в некоторых видах термопсина (*Thermopsis*), откуда и получил свое название. Вначале был выделен А. П. Ореховым, С. С. Норкиной и Е. Л. Гуревич (1933) из термопсина ланцетовидного (*T lanceolata*). Затем в 1943 г. Манске и Марион нашли его в термопсине ромболистном (*T. rhombifola*).

В 1951 г. термопсин выделили Кокбурн и Марион из люпина хвостатого (*L. caudatus*) и щитковатого (*L. corimbosus*). Марион, Кокбурн и Куч также установили, что выделенный ими из щитковатого люпина гексалюпин идентичен термопсину.

Из ацетона термопсин кристаллизуется в виде октаэдрических кристаллов с температурой плавления 206—208° С; легко растворяется в эфире, хлороформе, спирте, воде, труднее — в ацетоне и петролейном эфире. По данным Кокбурна и Мариона, термопсин является однокислотным ненасыщенным основанием; при каталитическом гидрировании он присоединяет 4 атома водорода и дает тетрагидротермопсин $C_{15}H_{24}ON_2$.

Некоторые исследователи (Кокбурн, Марион, Манске) считают, что термопсин — изомер анагирина и что между термопсином и анагирином существует такая же связь, как между спартеином и его оптическим антиподом — изоспартеином (пахикарпином).

Термопсин оказывает фармакологически активное действие на нервную систему млекопитающих.

Монолюпин ($C_{16}H_{22}ON_2$) обнаружен Кучем в 1932 г. в люпине хвостатом (*L. caudatus*). Он представляет собой

аморфное основание с температурой кипения 257—258° С. С кислотами дает соли с двумя эквивалентами кислоты.

Д и л ю п и н ($C_{16}H_{26}N_2O_2$). По данным Куча, этот алкалоид вместе со спартеином и трилюпином содержится в люпине бородатом (*L. barbiger*). Он представляет собой маслянистую жидкость. Как показали исследования, производные дилюпина имеют на один атом кислорода меньше, чем основание. Например, йодметилат $C_{16}H_{26}ON_2 \cdot CH_3J$; бромгидрат $C_{16}H_{26}ON_2 \cdot HBr$ и т. д.

Т р и л ю п и н ($C_{15}H_{24}O_3N_2 \cdot 2H_2O$) вместе с дилюпином имеется в люпине бородатом и редком. Свободное основание является кристаллическим веществом. Кристаллизуется в виде игл. Температура плавления 127° С, безводного — 252° С. Это основание было получено при действии перекиси кальция на *d*-люпанин и названо диN окисью люпанина. Соляная кислота в ацетоновом растворе превращает его в дихлоргидрат люпанина $C_{15}H_{24}ON_2 \cdot 2HCl \cdot H_2O$. С кислотами дает соли (хлорплатинат и др.).

Т е т р а л ю п и н ($C_{10}H_{19}ON$) и п е н т а л ю п и н ($C_{16}H_{30}ON_2$) найдены Кучем (1934) вместе с люпанином в люпине Пальмера *(L. Palmeri)* и Марионом и Фентоном в люпине пузиллюс *(L. pusillus)*. Ими же изучены некоторые свойства этих алкалоидов. Из петролейного эфира тетралюпин кристаллизуется в виде игл. Температура плавления кристаллов основания 81—83° С. Растворяется в воде и органических соединениях.

О к т а л ю п и н ($C_{15}H_{22}N_2O_2$) в 1939 г. был выделен Кучем из люпина шелковистого (*L. sericeus*). Он представляет собой твердое вещество с температурой плавления 167—169° С и кипения 270—280° С. При электролитическом восстановлении превращается в *d*-люпанин и *l*-спартеин. Окталюпин дает с кислотами соли (алк. · 2HCl), с йодистым метилом — йодметилат (алк. · CH_3J) и др.

Н о н а л ю п и н ($C_{15}H_{24}N_2O \cdot 2H_2O$) найден Кучем (1940) в люпине Андерсона *(L. Andersonii)* и шелковистом. Это твердое кристаллическое вещество с температурой плавления 91—92° С или 235° С (безводный). Кипит при температуре 260—270° С. В отличие от других алкалоидов он не дает солей с минеральными кислотами.

В последнее время установлено, что йоналюпин — неоднородное вещество. При перегонке его в вакууме образуются две фракции — маслообразная и кристаллическая.

С п а т у л я т и н ($C_{32}H_{64}N_4O_5$) впервые был обнаружен в 1924 г. в североамериканском виде люпина *L. marianus*. Позже вместе с ноналюпином найден в люпине шелковистом *(L. sericeus)* и лопатообразном *(L. spathylatus)*. Представляет собой бесцветный аморфный порошок с температурой плавления 234° С; легко растворяется в воде, спирте, бензоле, хлорофор-

ме, трудно — в серном и петролейном эфирах. Кипящая разбавленная соляная кислота превращает его в бескислородное основание состава $C_{15}H_{24}N_2$, являющееся изомером дегидроспартеина — спартирина, образующегося при окислении спартеина хромовой кислотой.

Спатулятин от других алкалоидов люпина и алкалоидов семейства бобовых отличается более высоким молекулярным весом.

Пузиллин ($C_{15}H_{28}N_2$) найден Кучем, Марионом в люпине пузиллюс (*L. pusillus*), Андерсона (*L. Andersonii*) и шелковистом (*L. sericeus*). С кислотами образует кристаллические соли: монохлоргидрат, пикрат, перхлорат и др. По своим свойствам и строению близок спартеину. Однако в молекуле пузиллина на два атома водорода больше, чем у спартеина.

ТОКСИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА АЛКАЛОИДОВ ЛЮПИНА

Алкалоиды люпина ядовиты для человека и животных. Небольшое количество алкалоидов не оказывает вредного действия на организм человека и животных, а большие дозы вызывают заболевания и даже смерть. При отравлении алкалоидами люпина у животных наступает угнетенное состояние, паралич мускулатуры, обморок.

Токсичность алкалоидов неодинакова. Путем подкожного и внутривенного впрыскивания разных алкалоидов морским свинкам установлено, что наиболее токсичным является люпанин. Родственный же ему гидроксилюпанин примерно в десять раз менее токсичен. Куч (1926) в опытах на морских свинках выяснил, что наибольшей токсичностью обладает *d*-люпанин. Признаки отравления при больших дозах наступают через 5—10 *мин*. Выздоровление же от отравления небольшими дозами происходит быстро, в течение 5—6 *час*.

Таблица 3

Токсичность люпиновых алкалоидов по Кучу

Алкалоид	Смертельная доза	Ядовитая доза
	в *мг* на 1 *кг* веса морских свинок	
Свободные основания		
Люпанин	22—25	21—24
Спартеин (люпинидин)	23—30	21—29
Спатулятин	34—36	34—35
Гидроксилюпанин	228	114—228
Трилюпин	220—225	—
Соли алкалоидов		
Солянокислый люпанин	25—29	24—28
Солянокислый спартеин	42—55	27—55
Солянокислый гидроксилюпанин	292	145—292

На различную токсичность алкалоидов люпина для разных животных указывает Бишевский (1957). Ссылаясь на работы Гема и Левинталя, он сообщает, что 20 *мг* смеси алкалоидов белого люпина приводят лягушку в состояние паралича, а 50 *мг* вызывают смерть; для кролика эти дозы в 2—3 раза выше. Токсические свойства спартеина и люпинина значительно слабее. Кролик выдерживает 200—300 *мг* сернокислого спартеина, а 2 *г* приводят его к гибели. В табл. 3 представлены данные о токсичности некоторых алкалоидов люпина и их солей.

Из данных таблицы видно, что соли алкалоидов менее токсичны, чем свободные основания, и что строгой границы между ядовитыми и смертельными дозами нет. По мнению некоторых авторов, это связано с физиологическим состоянием организма. Например, доза, ядовитая в феврале, может оказаться смертельной в марте.

Из сказанного ясно, что при введении в культуру новых сортов на корм необходимо учитывать не только урожайность того или иного сорта люпина, но и его качество, в частности содержание и состав в нем алкалоидов.

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА АЛКАЛОИДОВ ЛЮПИНА

Долгое время считалось, что все алкалоиды, встречающиеся в растениях люпина, — фармакологически неактивные вещества. Некоторые из них, например спартеин, с давних пор причислялись к так называемым ганглионарным ядам и действие их считалось аналогичным действию никотина, цитизина, кониина, анабазина и лобелина. Однако в последнее время многими исследователями доказано, что отдельные алкалоиды люпина, как и их производные, оказывают определенное фармакологическое действие.

М. Д. Машковским (1950) установлено, что спартеин не оказывает возбуждающего влияния на ганглии. Наоборот, он угнетает ганглии вегетативной нервной системы и препятствует проявлению возбуждающего действия никотина и других ганглионарных ядов.

М. Д. Машковский и Л. Е. Рабкина (1948) впервые в СССР доказали, что из всех известных алкалоидов люпина наибольшей физиологической активностью обладает пахикарпин, представляющий собой правовращающую форму спартеина. По данным этих авторов, пахикарпин в малых дозах вызывает торможение центральной нервной системы, в больших — возбуждение и судороги. Как и спартеин, он усиливает сердечные сокращения, но уменьшает их количество, а также возбудимость узлов вегетативной нервной системы. Он значительно

силивает влияние адреналина на кровяное давление. Так, ш под влиянием адреналина (0,1 *мг*) кровяное давление повысилось на 88 *мм* рт. ст., то после введения пахикарпина оно возросло до 190 *мм*, при этом продолжительность действия адреналина возрастает.

Важной фармакологической особенностью пахикарпина является его способность повышать тонус и усиливать сокращение мускулатуры матки. Йодгидрат пахикарпина применяется в медицинской практике как родоускоряющее средство. Кроме того, он используется при лечении эндартериита и дистрофии.

Физиологически активными свойствами обладает термопсин, или гексалюпин, содержащийся в некоторых видах люпина и термопсиса. По данным М. Д. Машковского и Л. Е. Рабкиной, фармакологическое действие этого алкалоида сходно с действием спартеина, хотя оно и значительно слабее. В больших дозах термопсин угнетающе влияет на центральную нервную систему. Подобно спартеину и пахикарпину, он тормозит возбуждение в узлах вегетативной нервной системы, но менее активен, чем пахикарпин.

Фармакологическими свойствами обладают и некоторые производные люпиновых алкалоидов. Наибольший интерес в этом отношении представляет эфир парааминобензойной кислоты и люпинина — парааминобензоиллюпинин, известный под названием люпикаин. Он характеризуется сильными анестезирующими свойствами.

Л. Г Меркулов (1938, 1939), И. М. Никитин (1941), А. Д. Панащенко (1946) и другие показали, что хлористоводородная соль парааминобензоиллюпинина обладает также сильным анестезирующим свойством, сходным со свойствами кокаина и новокаина. Как указывают эти авторы, по терминальной и проводниковой анестезии бензоиллюпинин активнее кокаина и новокаина. Токсичность его близка к кокаину.

По данным Л. Г Меркулова и других, продолжительность анестезии у люпикаина примерно в 2 раза больше, чем у новокаина и кокаина. Минимальная анестезирующая концентрация его 0,05%. Адреналин усиливает и удлиняет время его анестезирующего действия.

Люпикаин хорошо растворим в воде, совместим с адреналином, растворы его устойчивы при кипячении и длительном хранении. После инъекции люпикаина наступает глубокая и продолжительная анестезия, раздражающее действие его отсутствует.

В клинике глазных болезней Военно-медицинской академии в Ленинграде и в других лечебных учреждениях под местной анестезией растворами люпикаина проведено большое количество операций.

Таким образом, алкалоиды люпина и их производные могут служить исходным материалом для химических синтезов и получения различных лекарственных препаратов.

ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТАВА АЛКАЛОИДОВ РАЗНЫХ ВИДОВ ЛЮПИНА МЕТОДОМ ХРОМАТОГРАФИИ ИХ НА БУМАГЕ

В настоящее время имеется много работ, посвященных изучению состава алкалоидов люпина. При этом установлено, что у разных видов люпина качественный состав и количественное содержание алкалоидов различны. Кроме того, некоторые алкалоиды, как например спартеин, широко распространены не только во многих видах люпина, но и во многих других растениях семейства бобовых. Тем не менее вопрос о составе алкалоидов изучен недостаточно. Одна из причин этого состоит в том, что существовавшими химическими методами невозможно было исследовать как состав алкалоидов, так и их биогенез. В последние годы разработаны такие совершенные методы исследований, как метод распределительной хроматографии веществ на бумаге и метод меченых атомов. Они позволяют более детально изучать качественный состав, распространение и закономерности образования и накопления алкалоидов, а также наблюдать за их изменениями, которые они претерпевают в растениях в процессе онтогенеза.

С помощью метода распределительной хроматографии Вевюровский и Братек (1957) в желтом люпине дополнительно к ранее известным алкалоидам обнаружили люпанин, а в узколистном и белом люпинах три дополнительных основания с не установленными еще строением и свойствами. Ван дер Кю (1955), Шварц и Хакбарт (1957), Новацкий (1958), Н. А. Майсурян и М. М. Эдельштейн (1960) на основе метода распределительной хроматографии поставили ряд опытов по изучению состава алкалоидов у некоторых видов люпина.

В целях разработки этого метода мы провели опыты по выяснению и уточнению сравнительной оценки разных способов извлечения алкалоидов из растений и подготовке алкалоидсодержащего раствора для хроматографического анализа. Для этого испытывали различные марки хроматографической бумаги на степень разделения алкалоидов, изучали продолжительность экспозиции хроматографирования алкалоидсодержащего раствора на разных марках бумаги и подбирали систему растворителей, изучали влияние температурного режима на четкость разделения алкалоидов и выясняли значение предварительной обработки хроматографической бумаги буферными растворами и др.

В результате проведенных опытов была разработана методика хроматографического разделения и идентификации алкалоидов люпина.

Данные хроматографических исследований (табл. 4, рис. 9—22) показывают, что качественный состав алкалоидов и соотношение между их компонентами у различных видов люпина неодинаковы. Например, в семенах желтого люпина, кроме люпинина и спартеина, содержится незначительное количество сопутствующего алкалоида, продвигающегося на хроматограмме медленнее спартеина. Анализ состава цветков желтого люпина показал, что в них содержатся те же алкалоиды, что и в семенах.

Таблица 4

Качественный состав алкалоидов семян различных видов люпина

Люпин	Общее к-во компонентов	Содержание отдельных алкалоидов в % к их сумме				Неизвестные алкалоиды	
		люпинин	спартеин	люпанин	гидроксилюпанин	с *Rf* больше люпинина	с *Rf* меньше *Rf* спартеина
Желтый (*L. luteus L.*)	3	57,0	42,5	—	—	—	следы
Узколистный (*L. angustifolius*)	6	16,0	—	57	26,5	следы	следы
Белый (*L. albus L.*)	5	—	10,0	47,0	42,0	следы	следы
Изменчивый (*L. mutabilis*)	6	31,1	22,8	42,4	—	следы	следы
Многолетний (*L. poliphyllus*)	6	21,4	19,0	30,0	28,0	следы	1,6
Украшенный (*L. ornatus*)	5	55,1	37,5	—	—	7,4	следы
Баркера (*L. Barkeri*)	2	—	99,7	—	—	—	0,3
Элегантный (*L. elegans*)	4		12,4	36,0	52,0	следы	—
Ручейный (*L. rivularis*)	4	42,0	58,0	—	—	—	следы
Волосистый (*L. pilusus*)	4	—	—	35,0	49,0	следы	16,0
Мясистый (*L. subcarnosus*)	4	—	36,2	47,2	16,6	—	следы
Сходный (*L. affinis*)	3	20,5	79,5	—	—	—	—
Приятный (*L. venustus*)	1	—	100	—	—	—	—
Хартвега (*L. Hartwegi*)	3	следы	—	61,2	38,8	—	—
Аридный (*L. aridus*)	4	—	—	40,0	60,0	следы	следы
Карликовый (*L. nanus*)	4	—	15,0	22,0	56,0	—	7,0
Опушенный (*L. pubescens*)	3	70,4	29,4	—	—	—	0,2
Бело-красный (*L. albococcineus*)	3	49,9	49,9	—	—	—	0,2
Гибридный (*L. hibridus*)	5	—	—	50,0	50,0	следы	следы

У листьев желтого люпина, кроме люпинина, спартеина и отмеченного основания с *Rf* меньше *Rf* спартеина, имеются в небольшом количестве еще два алкалоида. Оба они имеют *Rf* больше *Rf* люпинина.

Результаты хроматографического анализа алкалоидов белого люпина показали, что в составе алкалоидного комплекса этого вида люпина содержатся токсичный люпанин и малоток-

сичный гидроксилюпанин (в меньшем количестве). Кроме того, в семенах и вегетативных органах методом круговой центральной и секторной хроматографии в незначительных количествах обнаружены еще три алкалоида: один из них продвигается на хроматограмме медленнее спартеина и гидроксилюпанина, другой с *Rf* спартеина и третий с *Rf* больше люпинина. Сравнительное определение состава алкалоидов молодых и



Рис. 9. Хроматограмма алкалоидов желтого люпина (семена):
1 — люпинин, *2* — люпанин, *3* — алкалоид образца, *4* — спартеин, *5* — гидроксилюпанин



Рис. 10. Хроматограмма алкалоидов белого люпина (семена).
Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 11. Хроматограмма алкалоидов узколистного люпина (семена).
Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 12. Хроматограмма алкалоидов многолетнего люпина (семена).
Обозначения те же, что на рис. 9

созревших створок бобов показало, что алкалоид с *Rf* больше *Rf* люпинина постепенно уменьшается по мере созревания растений и исчезает в фазе полной зрелости.

Изучая состав алкалоидов белого люпина, Бирецкая, Рыбицкая и Сцибор-Мархоцкая (1959) сообщают, что в процессе

вегетации происходят значительные изменения в качественном составе алкалоидов, однако во всех случаях доминирует люпинин.

Мы исследовали методом хроматографии состав алкалоидов и изменение его в процессе роста и развития у узколистного люпина. Анализы показали, что в семенах этого вида люпина содержится 6 алкалоидов, а в молодых растениях (в фазе



Рис. 13. Хроматограмма алкалоидов изменчивого люпина (листья).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 14. Хроматограмма алкалоидов украшенного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 15. Хроматограмма алкалоидов элегантного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 16. Хроматограмма алкалоидов люпина Баркера (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9

двух пар листьев) и в позеленевших семядолях даже 7. Основным алкалоидом узколистного люпина является люпанин; в небольшом количестве обнаружены гидроксилюпанин, люпинин, следы алкалоида с *Rf* меньше *Rf* спартеина. Кроме того, два основания на хроматограмме продвигаются быстрее люпини-

на. Эти же алкалоиды были найдены и в листьях; в более старых листьях в фазе бутонизации и цветения нам удалось четко разделить алкалоидный комплекс на 5 компонентов, а в корнях в этом возрасте мы обнаруживали 4 основания, причем в молодых частях корня найдены 4 основания, а в более старой его части, расположенной ближе к основанию стебля, как правило, — только 2—3 алкалоида.



Рис. 17. Хроматограмма алкалоидов ручейного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 18. Хроматограмма алкалоидов карликового люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 19. Хроматограмма алкалоидов приятного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 20. Хроматограмма алкалоидов аридного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9

Наибольшее количество компонентов в алкалоидном комплексе (до 6) обнаружено в молодых створках бобов. По мере созревания их состав алкалоидов изменяется в сторону уменьшения количества компонентов; у созревших бурых бобов часть сопутствующих алкалоидов исчезает и остается не более

двух-трех. У этого вида люпина проанализировали состав алкалоидов в оболочке семян. Обнаружены только два алкалоида — люпанин и второе основание с *Rf* гидроксилюпанина.

Таким образом, органы и части узколистного и белого люпинов отличаются не только общим суммарным содержанием алкалоидов, но и качественным составом.

Изменение количества компонентов и их соотношения свидетельствует о том, что отдельные алкалоиды в процессе онто-



Рис. 21. Хроматограмма алкалоидов опушенного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9



Рис. 22. Хроматограмма алкалоидов гибридного люпина (семена).

Обозначения те же, что на рис. 9

генетического развития люпина не только синтезируются и накапливаются в растении, но и подвергаются трансформации.

У люпина многолетнего был исследован состав алкалоидов в семенах (зрелых и незрелых), листьях, цветках и стеблях. Как в зрелых, так и в незрелых семенах выявлено 6 алкалоидов. Как видно из данных табл. 4, в растениях этого вида имеются два основных алкалоида — токсичный люпанин и гидроксилюпанин. Их соотношение примерно 1 : 1. Из сопутствующих оснований найдены спартеин и люпинин.

Помимо этих алкалоидов, в семенах многолетнего люпина содержатся еще два неидентифицированных основания, значение *Rf* которых у одного меньше *Rf* спартеина, а у другого больше люпинина. Люпинин и два неизвестных основания представлены в незначительном количестве. По отношению к сумме алкалоидов их можно расположить в убывающем количественном порядке: люпинин, основание с *Rf* меньше *Rf* спартеина и гидроксилюпанина и основание с *Rf* больше *Rf* люпинина.

Основными алкалоидами изменчивого люпина являются люпанин, люпинин (в меньшем количестве) и спартеин. В семенах два последних алкалоида содержатся примерно в оди-

наковых количественных отношениях. В листьях имеются еще три основания, дающие реакцию с реактивом Драгендорфа. Два из них продвигаются на хроматограмме быстрее люпинина, а одно — медленнее спартеина. Количество сопутствующих алкалоидов в корнях очень незначительно; обнаружить алкалоиды в экстракте из корней возможно в том случае, если на хроматограмму нанести в 20—30 раз больше вытяжки, чем из семян или листьев.

Данные состава алкалоидов люпина украшенного показывают, что в семенах его содержатся 5 алкалоидов. Кроме люпинина и спартеина, два компонента имели значение *Rf* меньше *Rf* спартеина и один с *Rf* больше *Rf* люпинина. Интересно отметить, что разновидность люпина украшенного, известная под названием *L. albococcineus* и выделяемая иногда некоторыми ботаниками в самостоятельный вид, имеет иное соотношение алкалоидов. В нем в отличие от люпина украшенного основные алкалоиды — спартеин и люпинин содержатся примерно в одинаковых количествах. Два других неизвестных алкалоида составляют незначительный процент.

В семенах люпинов элегантного и ручейного обнаружено по 4 алкалоида. В люпине элегантном содержатся в наибольшем количестве люпанин и гидроксилюпанин, а оба неидентифицированных алкалоида имеют *Rf* меньше *Rf* гидроксилюпанина; в люпине ручейном — алкалоид с *Rf* спартеина. Сопутствующими алкалоидами являются люпанин, затем один алкалоид с *Rf* меньше *Rf* спартеина и гидроксилюпанина. Кроме того, иногда обнаруживается еще один алкалоид, продвигающийся на хроматограмме быстрее всех нам известных.

Состав алкалоидов люпина ручейного сходен с составом алкалоидов *L. affinis* и субкарнозуса, или мясистого *(L. subcarnosus)*. В их семенах обнаружено по 4 алкалоида. Максимальное количество у люпина сходного составляет спартеин, а у люпина мясистого — люпанин. Четыре алкалоида найдено также в семенах карликового люпина. Два из них идентифицированы как люпанин и гидроксилюпанин, а неидентифицированные алкалоиды имеют значение *Rf* меньше *Rf* спартеина и с *Rf* спартеина. В люпине карликовом в основном содержится гидроксилюпанин. В семенах люпина опушенного содержится люпинин, в небольшом количестве спартеин и один неизвестный алкалоид с *Rf* меньше *Rf* спартеина.

В семенах люпина Баркера и люпина волосистого обнаружено по 2 алкалоида, а в семенах люпина приятного — один. В люпине волосистом в наибольшем количестве найден малотоксичный гидроксилюпанин и в наименьшем — алкалоид с *Rf* люпанина.

Таким образом, изучение состава алкалоидов у различных видов люпина показало наличие ранее неизвестных компонен-

тов в алкалоидном комплексе. У исследованных нами видов обнаружено от 1 до 7 алкалоидов. При этом различные виды и даже различные формы одного и того же вида иногда существенно отличаются как составом алкалоидов, так и количественным их соотношением. В связи с этим при селекции кормовых сортов люпина можно не только выводить безалкалоидные формы, но и вести направленный отбор их по признаку изменения состава алкалоидов.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ И ДИНАМИКА АЛКАЛОИДОВ В РАСТЕНИЯХ ЛЮПИНА

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СОДЕРЖАНИЕ АЛКАЛОИДОВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ И ЧАСТЯХ РАСТЕНИЙ ЛЮПИНА

О локализации и содержании алкалоидов в отдельных органах и частях алкалоидоносных растений написано много работ, из которых следует, что образование и локализация алкалоидов различны. Например, алкалоиды хинного дерева *(Cinchona)* — хинин, хинидин и другие находятся главным образом в коре; борца, или аконита *(Aconitum)*, — в корнях; ракитника *(Cytisus)*, белой горчицы *(Sinapis alba)*, кофейного дерева *(Coffea arabica)* и ряда других растений — преимущественно в семенах; мака снотворного, или опийного *(Papaver somniferum)*,— в млечном соке незрелых его коробочек; кокаинового куста *(Erythroxylon coca)*, чайного куста *(Thea sinensis)* — в листьях.

Известны факты, когда одни части растения очень богаты алкалоидами, а другие их имеют мало или они совсем отсутствуют. Так, в зеленых надземных частях ежовника безлиственного *(Anabasis aphylla)* алкалоидов примерно в 10 раз больше, чем в корнях. В листьях табака *(Tabacum)* алкалоида никотина содержится более 4%, а в зрелых семенах его очень мало или нет совсем. Кроме того, в разных частях растений различно не только количественное содержание алкалоидов, но и химический их состав. Причины такого разнообразного распределения этих веществ в растениях до сих пор не выяснены.

Содержание алкалоидов значительно варьирует и в отдельных частях люпинового растения. По данным Гильома (1930), в листьях люпина изменчивого *(L. mutabilis)* имеется 0,25% алкалоидов, в цветках — 0,932, в бобах — 0,93, в стеблях — 0,17, в корнях — 0,0025%.

Г. А. Васильев (1938) отмечает, что количество алкалоидов в стеблях узколистного люпина зависит от положения ветвей на стебле. Например, в главном стебле содержится 1,99%,

в верхней боковой ветви 1-го порядка — 1,89,в нижней боковой ветви 1-го порядка — 1,54, в нижней боковой ветви 2-го порядка — 2,41% алкалоидов.

По данным Шульца, содержание алкалоидов в семенах желтого люпина без оболочки примерно на 30% выше, чем в семенах с оболочкой.

Концентрация алкалоидов в разных участках того или иного органа растения также неодинакова. Л. Томашевский (1957) с помощью микрохимической реакции (раствор азотнокислого висмута и йодистого калия) установил, что в наружной части семядоли алкалоидов больше, чем во внутренней. Периферийное распределение алкалоидов в семядолях сохраняется продолжительное время и в период их раскрытия после всходов. По мнению Томашевского, в ткани с нижней стороны листа алкалоидов больше и процесс ассимиляции здесь слабее, чем в палисадной ткани. Автор предполагает, что алкалоиды в люпине образуются в большей степени в результате процессов распада, чем синтеза.

Нам кажется, что наблюдения Томашевского находятся в некотором противоречии с известным положением о зависимости между освещенностью и температурным режимом растения и содержанием в нем алкалоидов. Данные говорят о том, что с уменьшением интенсивности освещения и температуры снижаются синтез и общее накопление алкалоидов в люпине. Поэтому если исходить из того, что верхняя часть листа находится в условиях большей инсоляции и несколько более высокой температуры, чем нижняя, то казалось бы, что именно здесь должны быть интенсивный синтез и большая концентрация алкалоидов.

С. Барбацкий (1959), М. Д. Нагорская (1958), В. Бишевский (1957) сообщают, что содержание алкалоидов в семенах одного и того же растения и даже в семенах одного и того же боба может быть неодинаковым. Наши опыты также показали, что в семенах люпина с нижней части кисти растения алкалоидов несколько больше, чем в семенах с верхней части.

В целях дальнейшего изучения локализации и распределения алкалоидов в отдельных частях люпина мы определяли количественное содержание и качественный состав алкалоидов в различных органах и частях растения. В результате исследования выяснено, что во всех органах и частях люпина алкалоиды находятся в неодинаковом количестве. Больше всего их в репродуктивных органах и прежде всего в семенах (табл. 5).

Из данных табл. 5 видно, что в зависимости от вида и сорта люпина содержание алкалоидов в семенах в пересчете на сухое вещество достигает иногда 3% и более. Значительное ко-

Таблица 5

Содержание алкалоидов (в % на сухое вещество) в отдельных органах различных видов люпина

Люпин	Се	Листья	Стебли	Корни	Цветки
Узколистный	2,084	1,255	0,990	0,523	1,223
Белый	3,023	1,013	0,960	0,782	3,183
Многолетний	4,357	2,890	1,598	0,530	1,276
Изменчивый	4,310	0,866	0,500	0,696 ·	2,924

личество алкалоидов локализуется в цветках. В листьях высокоалкалоидных форм накапливается до 1,5% алкалоидов, в стеблях — в среднем около 0,7—0,9%. Содержание алкалоидов в корнях по сравнению с другими органами минимально.

Кроме того, в разных участках отдельных органов растения алкалоиды также распределяются неравномерно. Так, в листьях верхнего яруса и в верхних, более молодых частях стебля алкалоидов больше, чем в нижних, более старых частях растения.

Содержание алкалоидов в листьях и стеблях люпина увеличивается от основания к верхушке (табл. 6).

Таблица 6

Содержание алкалоидов (в % на сухое вещество) в листьях и стеблях разных ярусов люпина

Люпин	Верхний		Средний		Нижний	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
Узколистный, сорт 399	1,295	—	0,898	—	0,508	—
Узколистный, сорт 484	1,750	1,108	1,086	0,200	0,846	0,060
Белый, сорт Снежинка	1,220	0,711	0,805	0,377	0,645	0,120
Изменчивый	—	0,830	—	0,170	—	0,040

В начале цветения растений в верхней части стебля алкалоидов примерно в 20—50 раз больше, чем у основания. Неодинаковое количество алкалоидов в различных органах и частях люпина показано на рис. 23—27

Накопление алкалоидов в листьях соответствующих ярусов боковых побегов, как показали опыты М. И. Смирновой-Иконниковой (1938), происходит в том же направлении, что и на главном стебле. Содержание их в листьях боковых побегов соответствующих ярусов, по данным этого автора, несколько выше, чем в листьях главного стебля, что связано с той же возрастной особенностью (табл. 7).

Иная картина распределения алкалоидов наблюдается в семенах люпина. Содержание алкалоидов в семенах главного стебля несколько выше, чем в семенах боковых побегов. Например, у люпина узколистного сорта 484 к концу вегетации

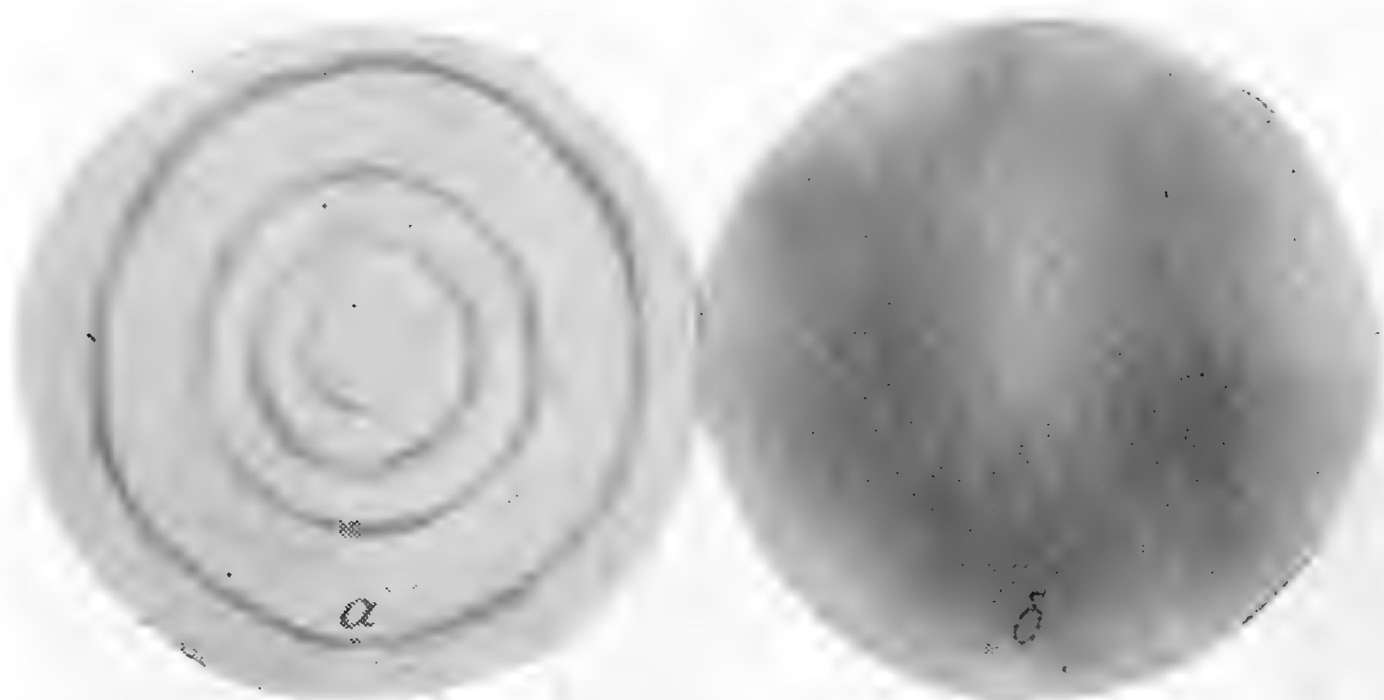


Рис. 23. Хроматограммы алкалоидов листьев изменчивого люпина:

а — верхнего яруса, *б* — нижнего яруса

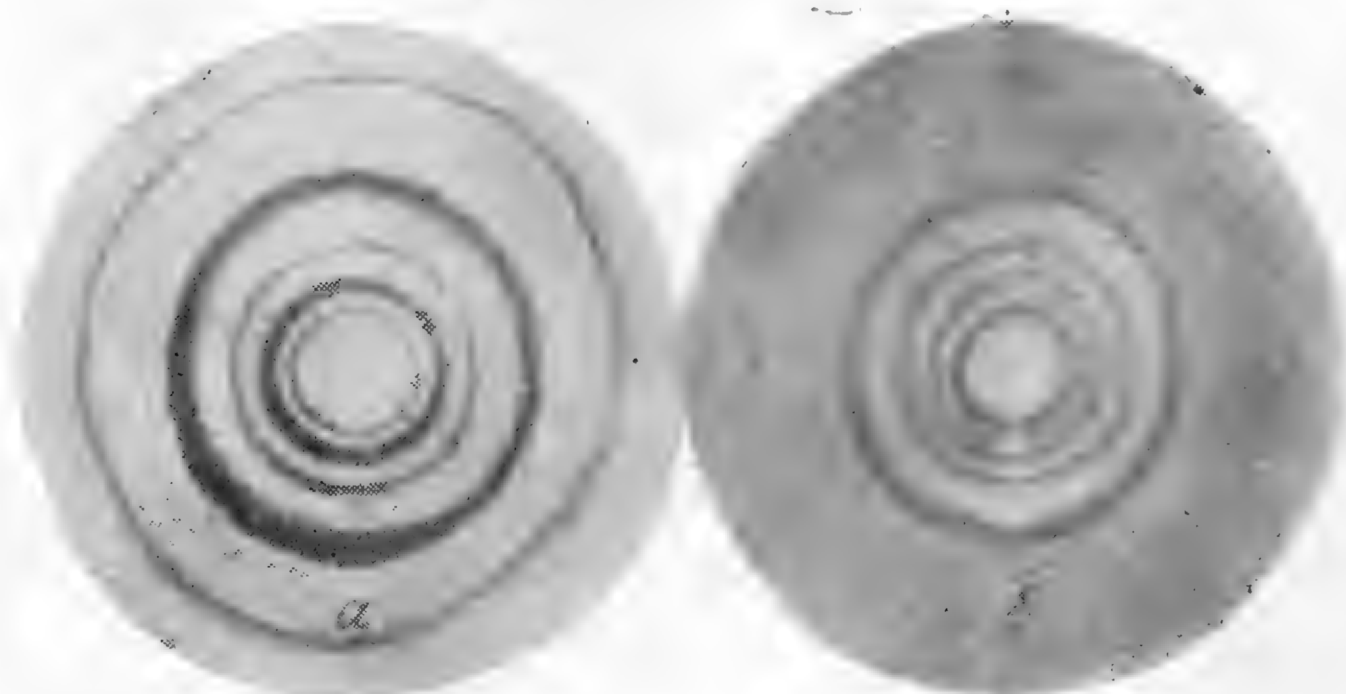


Рис. 24. Хроматограммы алкалоидов листьев белого люпина:

а — верхнего яруса, *б* — нижнего яруса



Рис. 25. Хроматограммы алкалоидов корня узколистного люпина:

а — верхняя часть, *б* — нижняя

содержание алкалоидов в семенах главного побега составило 2,53%, в семенах боковых побегов — 1,56; в семенах люпина желтого сорта 3 — соответственно 0,294; 0,150; люпина белого — 3,023; 2,930%.



Рис. 26. Хроматограммы алкалоидов цветков:

а — синего, *б* — желтого люпина

Та же закономерность наблюдается и в содержании общего азота и белковых веществ. Так, в семенах боковых побегов узколистного люпина общего азота содержалось 4,4, протеина 25,1%, а в семенах главного стебля — соответственно 4,9 и 27,9%. У белого люпина содержание общего азота в семенах боковых побегов было 6,1 и протеина 34,8%, а в семенах главного стебля — соответственно 6,4 и 36,4%. Основная причина неодинакового содержания алкалоидов, как и белковых веществ, в семенах главных и боковых побегов заключается, по-видимому, в различной степени их зрелости. Семена главных побегов более старые и, следовательно, более зрелые, чем семена боковых побегов.

Таблица 7

Содержание алкалоидов в листьях главного и боковых побегов узколистного люпина

Фаза вегетации	С какой части листа взята проба	% алкалоидов в листьях	
		главного побега	боковых побегов
Начало цветения	верх	0,103	0,226
	середина	0,085	0,174
	низ	0,045	0,128
Фаза зеленого боба	верх	0,131	0,335
	середина	0,048	0,076
	низ	0,048	0,075

Таким образом, во всех органах и частях люпина алкалоиды находятся в неодинаковом количестве. Максимальное содержание их отмечается в семенах, минимальное — в корнях. В верхних листьях и верхних частях стебля, как наиболее молодых частях растения, алкалоидов больше, чем в более старых.



Рис. 27. Схема распределения алкалоидов в растении люпина. Сгущенные точки означают места наибольшей концентрации алкалоидов

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ АЛКАЛОИДОВ В РАСТЕНИЯХ ЛЮПИНА В ИХ ОНТОГЕНЕЗЕ

Исследованиями многих авторов установлено, что количественное содержание алкалоидов в растениях в процессе их роста и развития изменяется, но общей закономерности в накоплении и изменении алкалоидов в период вегетации для всех групп алкалоидоносных растений нет. Так, у мака снотворного, или опийного, наиболее высокое содержание алкалоидов наблюдается в несозревших плодах. В табаке наибольшее количество алкалоида никотина накапливается в старых листьях, и он почти полностью отсутствует в зрелых семенах. У таких атропинсодержащих растений, как белладонна (*Atropa belladonna*) и дурман (*Datura*), алкалоидами богаты молодые вегетативные части, а у люпина большинство алкалоидов сосредоточено в зрелых семенах и в молодых листьях.

На основании экспериментальных данных по изучению биогенеза алкалоидов у различных алкалоидоносных растений можно сделать вывод, что для каждого рода или группы растений имеются свои особенности в накоплении и изменении алкалоидов в процессе роста и развития растений. Литературные данные о накоплении алкалоидов в растениях люпина, а также результаты наших исследований говорят о том, что количество алкалоидов в процессе роста и развития растений изменяется.

Сабаличка и Юнгерман (1925) наблюдали за количественным изменением алкалоидов как в отдельных частях, так и во всем растении, начиная от прорастания семян до их новообразования. В результате выяснено, что наибольшее процентное содержание алкалоидов в листьях у желтого люпина накапливается примерно к 42-му дню, а в корнях к 91-му дню вегетации (табл. 8). В целом растении (в средней пробе всех

Таблица 8

Данные об изменении содержания алкалоидов в желтом люпине в период вегетации

Возраст растений в днях	Листья		Стебли		Семядоли		Корни		Створки бобов		В целом растении		Семена
	%	г на 100 растений	%	г на 100 растений	%	г на 100 растений	%	г на 100 растений	%	г ча 100 растений	%	г на 100 растений	
14	1,26	0,011	0,89	0,0210	0,80	0,043	0,40	0,0104	—	—	0,630	0,086	—
28	1,57	0,0093	1,02	0,0457	0,93	0,0272	0,29	0,0098	—	—	1,00	0,152	—
42	1,45	0,1412	0,42	0,0568	1,19	0,026	0,03	0,0016	—	—	0,71	0,226	—
91	1,39	0,327	0,92	0,147	—	—	0,71	0,113	—	—	1,06	0,587	—
99	1,21	0,340	0,50	0,207	—	—	0,62	0,120	1,53	0,133	0,82	0,800	—
123	0,59	0,220	0,12	0,090	—	—	0,12	0,030	1,14	0,050	0,34	0,680	1,04

частей) максимальное количество их отмечено также к 91-му дню вегетации.

Аналогичные результаты для желтого люпина получены М. И. Смирновой и Г Н. Сербиной (1938). По данным этих авторов, максимальное количество алкалоидов в листьях желтого люпина накапливается к периоду цветения растений, затем оно постепенно уменьшается (табл. 9).

Таблица 9

Содержание алкалоидов в листьях желтого люпина по мере его созревания (в *мг* на 100 *г* сухого веса)

Люпин	Семена	Бутонизация	Цветение	Завязывание бобов	1.VIII	18.VIII	27.VIII	6.IX
Желтый малоалкалоидный	89	27	40	34	26	13	10	0,98
Желтый алкалоидный	420	188	243	189	96	96	61	70

Кроме определения общего количества смеси алкалоидов, мы изучали изменение состава и соотношения алкалоидов в алкалоидном комплексе желтого люпина в процессе его роста и развития. На рис. 28 приведены калибровочные кривые для люпинина и спартеина.

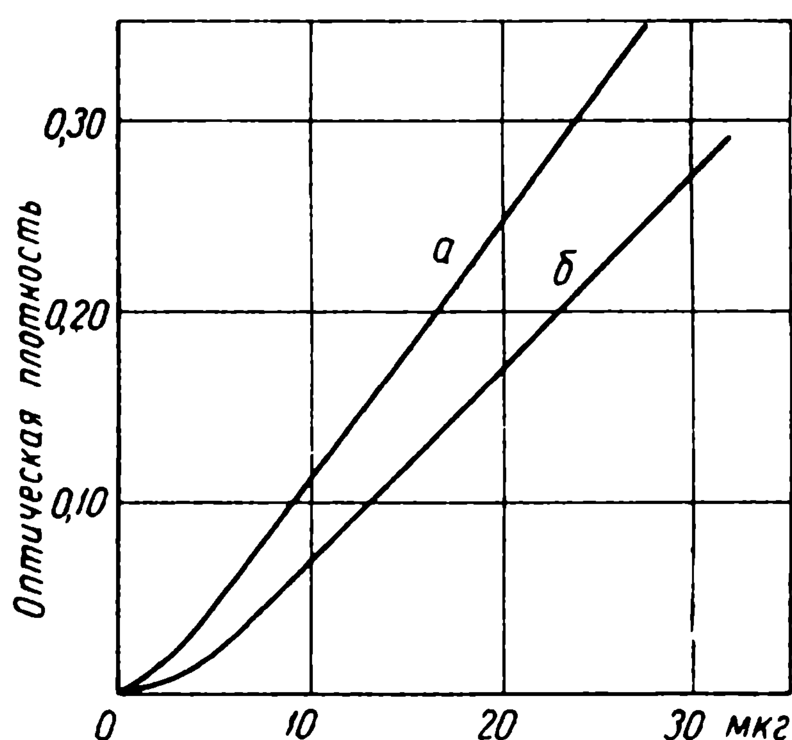


Рис. 28. Калибровочные кривые алкалоидов:

люпинин, б — спартеин

Содержание отдельных алкалоидов определяли нефелометрическим методом с предварительным разделением смеси методом хроматографии на бумаге. Нефелометр калибровали по чистым препаратам алкалоидов. Результаты исследований показали, что в процессе онтогенетического развития в желтом люпине изменяется не только общее количество алкалоидов, но и качественный состав и соотношение между компонентами алкалоидного комплекса (табл. 10).

С начала прорастания семян желтого люпина до раскрытия семядолей содержание люпинина и спартеина в них уменьшается примерно в полтора-два раза. В период раскрытия семядолей и образования первых листьев количество этих алкалоидов увеличивается и образуется, кроме того, значительное количество (до 8% к сумме алкалоидов) третьего компо-

Таблица 10

Изменение соотношения алкалоидов в желтом люпине в процессе его роста и развития

Фаза развития	Содержание алкалоидов в % на сухое вещество			Содержание алкалоидов в % к их сумме			Люпинин / Спартеин
	люпинин	спартеин	неидентиф. алкалоид с Rf меньше спартеина	люпинин	спартеин	неидентиф. алкалоид с Rf меньше спартеина	
Исходные семена	0,27	0,2	следы	57,9	43,1	следы	1,4
Проростки на 3-й день	0,25	0,20	следы	55,6	44,4	следы	1,3
Проростки на 4-й день	0,17	0,13	следы	56,7	43,3	следы	1,3
Раскрытие семядолей	0,21	0,16	0,038	51,5	41,1	7,4	1,2
I пара листьев	0,28	0,21	0,044	52,4	39,3	8,3	1,3
II пара листьев	0,21	0,14	0,032	55,2	36,8	8,0	1,6
IV пара листьев	0,11	0,40	0,020	64,7	23,5	11,8	2,9
V пара листьев (взят 5-й лист)	0,26	0,048	0,015	77,7	14,4	7,1	5,0
Бутонизация (5-й лист)	0,16	0,11	следы	57,7	42,3	следы	1,4
Начало цветения (5-й лист)	0,18	0,17	следы	51,6	48,4	следы	1,1
Конец созревания (5-й лист)	0,10	0,08	следы	55,5	44,5	следы	1,3
Созревающие семена через 15 дней после цветения	0,62	0,16	0,035	75,7	20,0	4,3	3,8
Созревающие семена (18.VIII)	0,51	0,17	0,014	74,5	24,5	2,0	3,1
Созревающие семена (26.VIII)	0,36	0,10	0,011	76,7	22,2	1,1	3,2
Созревающие семена (5.IX)	0,28	0,12	следы	70,0	30,0	следы	2,3
Созревающие семена (15.IX)	0,30	0,13	следы	67,7	32,3	следы	2,2
Созревшие семена	0,31	0,17	следы	64,6	35,4	следы	1,8

нента с Rf меньше спартеина. В дальнейшем, начиная с репродуктивной фазы развития, содержание всех алкалоидов в листьях люпина уменьшается.

Установлено также, что в процессе развития в растении люпина изменяется не только соотношение между отдельными алкалоидами, но и абсолютное количество суммы алкалоидов.

С периода прорастания семян до раскрытия семядолей, а затем в листьях с фазы бутонизации до конца цветения происходит увеличение спартеина с одновременным уменьшением люпинина, хотя люпинин в течение всей вегетации растений составляет максимальное количество в сумме алкалоидов. Отмечено также, что максимальное содержание люпинина в листьях желтого люпина обнаружено в период появления IV пары листьев до начала репродуктивной фазы развития. Так, содержание люпинина в IV и V парах листьев в это время

было в 3—4 раза больше, чем спартеина. С наступлением бутонизации соотношение между люпинином и спартеином изменяется и становится обычном (1,3—1,5 1).

Можно предположить, что уменьшение люпинина с одновременным увеличением спартеина происходит вследствие трансформации люпинина в спартеин. Вместе с тем уменьшение люпинина, как и уменьшение других алкалоидов, по-видимому, связано с превращением его в другие вещества неалкалоидной природы. Необходимо подчеркнуть, что уменьшение процентного и абсолютного количества алкалоидов в процессе прорастания семян еще не означает, что в этот период не происходит их синтеза. Очевидно, здесь также возможен процесс не только превращения алкалоидов, но и их биосинтез преобладанием превращения над новообразованием. Ответить на этот вопрос можно только после дополнительных опытов по включению в алкалоиды меченых соединений, участвующих в образовании алкалоидов.

Исследования Гильома (1930) показали, что наибольшее содержание алкалоидов в листьях, стеблях, корнях люпина изменчивого накапливается в период цветения растений, минимальное же количество алкалоидов в целом растении у этого вида люпина отмечено в более поздней фазе вегетации. По данным К. М. Тимофеюка (1929), абсолютное количество алкалоидов в листьях узколистного люпина повышается к периоду цветения, затем идет на убыль. В целом же увеличение как общего количества, так и процентного содержания алкалоидов происходит от молодого до вполне созревшего растения.

Таблица 11

Содержание алкалоидов (в % на сухое вещество) в растениях многолетнего люпина в течение вегетационного периода

Дата анализа	Люпин 2-го года жизни		Люпин 3-го года жизни
	надземная масса	корни	надземная масса
11.V	2,4050	0,8680	2,5610
24.V	1,4560	0,5500	1,6670
30.V	1,4170	0,3990	—
3.VI	—	—	1,4330
10.VI	0,9557	0,2080	—
20.VI	0,9680	0,1450	0,8240
29.VI	0,6110	0,1370	0,1100
10.VII	0,6652	0,2895	0,1050

Иная закономерность количественного изменения алкалоидов отмечена у многолетнего люпина. По наблюдениям Я. С. Левина (1947), наиболее высокое процентное содержание алкалоидов в зеленой массе и корневой системе обнаружено ранней весной, т. е. в молодом возрасте растений, в дальнейшем в течение лета оно постепенно уменьшается (табл. 11).

Из данных таблицы видно, что количество алкалоидов в растениях второго года жизни к концу вегетации (как в надземной массе, так и в корнях) примерно уменьшается в три

раза по сравнению с началом роста. Содержание алкалоидов в растениях восьмилетнего возраста изменяется еще больше. С мая по июль процентное содержание их в зеленой массе люпина уменьшилось более чем в 10 раз. Это уменьшение следует, по-видимому, отнести не только за счет их превращения, но и за счет изменения соотношения между весом листьев и весом стеблей. С возрастом растений у люпина увеличивает-

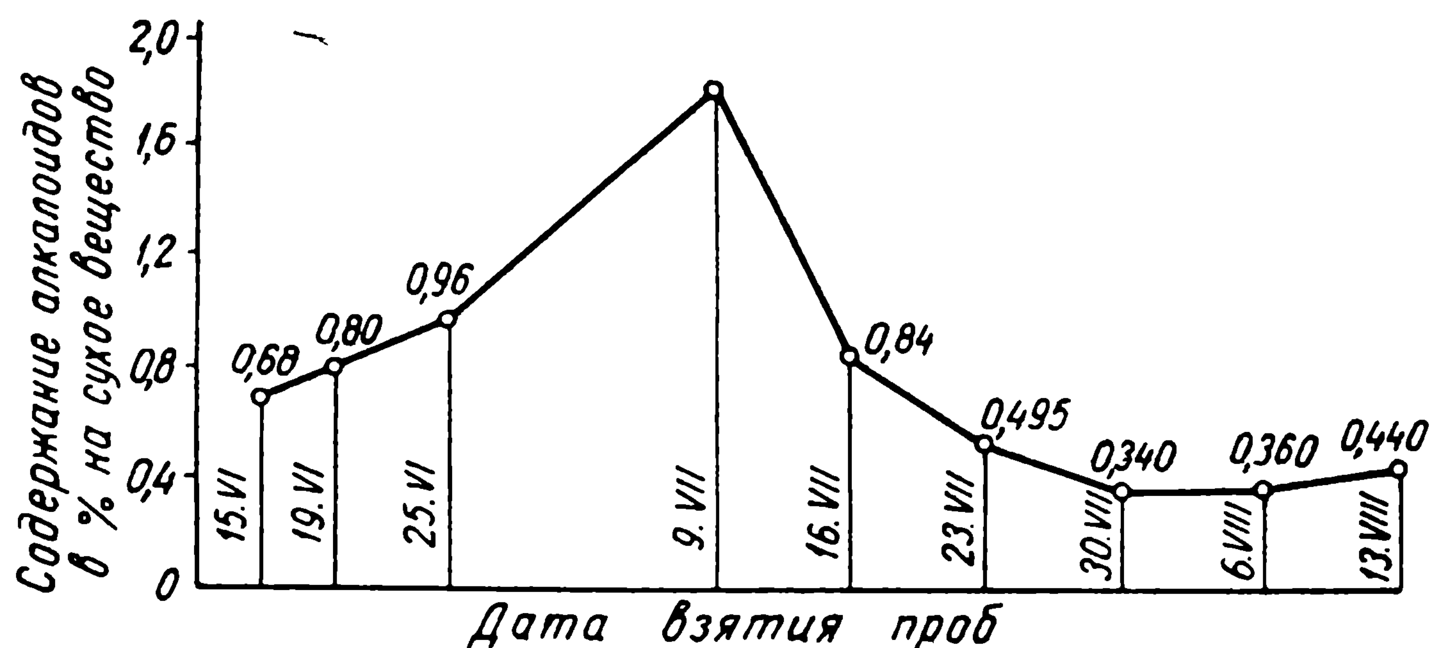


Рис. 29. Динамика алкалоидов в листьях белого люпина в течение вегетационного периода

ся вес стеблей по сравнению с листьями. У многолетнего люпина такое изменение особенно сильно выражено.

Помимо изменения соотношения между листьями и стеблями, с наступлением цветения растений происходит уменьшение алкалоидов в вегетативных органах. Частично это связано с передвижением их из вегетативных органов в репродуктивные.

В таком же направлении изменяется и содержание белковых веществ у растений многолетнего люпина. По мере роста и развития растений процентное содержание белковых веществ все время уменьшается. Например, количество сырого протеина в надземной массе люпина 2-го и 3-го года жизни с мая по июль уменьшилось соответственно с 34 до 12,5% и с 32,7 до 14,5% в пересчете на сухое вещество. Нам кажется, что это изменение связано с изменением весового соотношения между листьями и стеблями при резком увеличении последних.

Мы изучали динамику накопления алкалоидов у белого и узколистного люпинов в процессе их онтогенеза. Алкалоиды определяли в листьях, стеблях, корнях, в прорастающих и созревающих семенах. Наблюдения показали (табл. 12, рис. 29), что в листьях синего и белого люпинов максимальное количество алкалоидов накапливается к началу цветения, в дальнейшем уменьшается, снижаясь к концу вегетации примерно в 2—3 раза, а иногда и больше.

Таблица 12

Содержание алкалоидов в узколистном люпине в разные фазы развития (в % на сухой вес)

Дата взятия проб	День вегетации от начала посева	Фаза	Люпин узколистный, сорт 399		Люпин узколистный, сорт 484	
			в листьях	в стеблях	в листьях	в стеблях
10.VI	44	начало стеблевания	1,236	0,012	0,936	0,808
20.VI	54	фаза полного стеблевания (перед бутонизацией)	1,368	0,976	1,461	0,680
30.VI	64	начало бутонизации	0,880	—	1,082	0,390
7.VII	71	начало цветения	0,820	0,936	1,255	0,640
15.VII	79	конец цветения	0,460	0,810	1,220	0,900
26.VII	90	конец цветения	0,680	0,586	0,420	—

Если же количество алкалоидов вычислять на все растение, то процентное содержание их окажется тем больше, чем моложе растение. Например, в фазе стеблевания содержание алкалоидов было 1,6, а к концу вегетации снизилось до 0,230%, т. е. в 6—7 раз.

Кроме изучения динамики общего количества алкалоидов, мы наблюдали изменение состава и соотношения между компонентами алкалоидов у синего люпина. В начале развития (от исходных семян до появления 2-й пары листьев) для анализа брали целиком все семя или проростки. С появлением пятой пары листьев до конца цветения анализировали только пятую пару листьев, а после цветения — семена с момента их образования до полной зрелости. Количество люпанина и гидроксилюпанина рассчитывали по калибровочным графикам (рис. 30), построенным на основе чистых препаратов. У синего люпина, как и у желтого, в процессе развития растения существенно изменяется не только процентное количество смеси алкалоидов, но и качественный их состав и соотношение между компонентами в алкалоидном комплексе. Содержание основного алкалоида — люпанина у узколистного люпина изменяется от 61,5 до 34,6% и гидроксилюпанина от 50

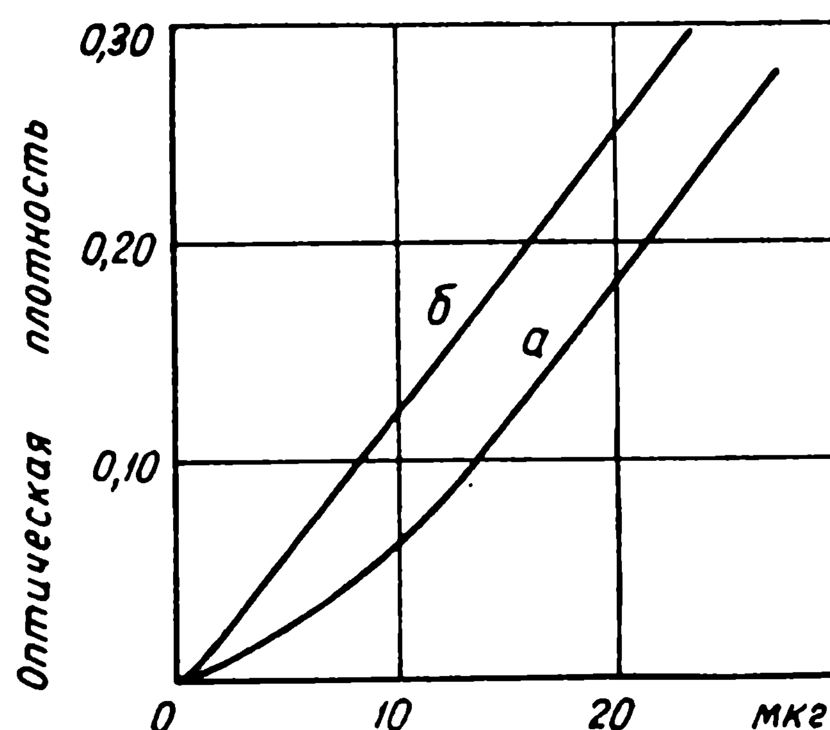


Рис. 30. Калибровочные кривые алкалоидов:
а — люпанин, *б* — гидроксилюпанин

Таблица 13

Изменение состава и содержания алкалоидов в узколистном люпине в процессе онтогенеза

Фаза развития	Общее к-во алкалоидов в % на сухое вещество	% отдельных алкалоидов к общему количеству				Люпанин / Гидроксилюпанин
		люпинин	люпанин	гидроксилюпанин	неидентиф. алкал. с Rf меньше гидроксилюпанина	
Исходные семена	1,50	16,5	57,0	26,5	следы	2,15
2-й день проращив.	1,15	26,0	46,9	27,1	следы	1,73
4-й день проращив.	1,32	18,9	37,8	32,5	1,98	1,16
Раскрытие семядолей	1,14	20,1	45,6	28,0	6,3	1,62
I пара листьев	1,97	3,7	61,5	24,3	0,5	2,53
II пара листьев	0,75	30,6	34,6	25,3	9,5	1,36
V пара листьев	1,00	34,0	38,0	28,0		1,35
Бутонизация (5-й лист)	0,53	24,5	35,8	32,1	7,6	1,11
Начало цветения (5-й лист)	0,12	следы	50,0	50,0	следы	1,00
Конец цветения (5-й лист)	0,18	следы	44,4	45,6	следы	0,97
Созревающие семена						
10.VII	1,61	22,3	43,4	28,5	5,8	1,52
15.VII	1,56	20,1	44,0	29,5	6,4	1,49
26.VII	1,44	19,4	45,1	27,0	8,5	1,71
5.IX	1,48	23,6	49,2	27,2	следы	1,81

до 24% от общего количества всех алкалоидов (табл. 13). Значительно изменяются люпинин и неидентифицированный алкалоид с Rf меньше Rf гидроксилюпанина. По отношению к сумме алкалоидов количество люпинина в зависимости от фазы развития колеблется от следов до 34%. Неидентифицированное основание с Rf меньше Rf гидроксилюпанина составляет небольшой процент (от следов до 10%). Максимальное количество люпанина в узколистном люпине накапливается в зрелых семенах (57%) и в период образования первой пары листьев (61%). Наиболее высокий процент гидроксилюпанина в листьях в период цветения растений (50—55%). В отличие от характера изменения состава алкалоидов у желтого люпина, в котором на протяжении всего онтогенеза в алкалоидном комплексе максимальное количество составляет люпинин, у синего люпина в отдельные периоды в составе преобладает то люпанин, то гидроксилюпанин. Так, в зрелых семенах и в период первой пары листьев соотношение между люпанином и гидроксилюпанином составляет 2,5—3 1, а во время репродуктивной фазы развития оно изменяется и составляет 1 1 или 1 1,52. Очевидно, это изменение связано с превращением (окислением) люпанина в гидроксилюпанин. Близкое химическое строение этих алкалоидов дает основание допус-

нии взаимопревращение их и в обратном направлении, т. е. восстановление гидроксилюпанина в люпанин.

В корнях и створках бобов содержание алкалоидов по мере развития растений уменьшается. Например, в фазе присневающих бобиков в створках накапливается довольно значительное количество алкалоидов, а в фазе полной зрелости они исчезают. Подобные изменения в содержании алкалоидов отмечены и у других алкалоидоносных растений. Причины уменьшения количественного содержания алкалоидов в вегетативных частях растений люпина к концу вегетации пока еще не известны. М. И. Смирнова и некоторые другие авторы считают, что уменьшение алкалоидов в листьях с наступлением репродуктивной фазы развития растений связано с передвижением алкалоидов из листьев в репродуктивные органы. Подтверждением этого может служить тот факт, что при удалении соцветий у люпина в начале их заложения количество алкалоидов в листьях становится большим, чем в листьях растений с неудаленными бутонами.

Наши опыты показали, что через 10 дней после удаления цветочных бутонов в начале их формирования в листьях люпина узколистного было 0,773, а в листьях с неудаленными бутонами 0,702%. Через 20 дней после удаления бутонов в листьях контрольных растений количество алкалоидов снизилось до 0,524, а в листьях растений с удаленными бутонами оно увеличилось до 0,956%.

Однако объяснить уменьшение количества алкалоидов в вегетативных органах растения лишь передвижением алкалоидов в репродуктивные органы нельзя. Уменьшение этих веществ, несомненно, связано и с превращением их. Это подтверждается наблюдениями за мечеными алкалоидами люпина, введенными в растения.

Таким образом, образование, накопление и превращение алкалоидов происходят в тесной связи с процессами роста и развития растений. Количественное содержание алкалоидов, как и качественный их состав, не является постоянным, а изменяется в процессе онтогенеза. Сложный состав и максимальная концентрация их в молодых растущих органах, где происходит интенсивный обмен веществ, дают основание считать, что алкалоиды участвуют в биохимических процессах живой растительной клетки. Гипотеза о метаболической роли алкалоидов в растительном организме подтверждается экспериментально. В последнее время показано участие их в окислительно-восстановительных процессах. Наличие у некоторых растений наряду с обычной формой алкалоидов *N*-окисных форм с нейтральными свойствами указывает на то, что алкалоиды являются передатчиками кислорода в процессе обмена веществ. Л. Я. Арешкина (1957) и другие сообщают, что

N-окиси алкалоидов присущи многим видам крестовника (*Senecio*). Особенно большой процент N-окисной формы алкалоидов найден в молодых растениях этого рода. Г. С. Ильин (1958) и другие отмечают, что алкалоиды табака участвуют в процессах переноса метильных групп в растительной клетке.

ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОТЛИЧИЯ ЛЮПИНА ПО СОДЕРЖАНИЮ АЛКАЛОИДОВ

Количество алкалоидов в растениях люпина зависит от разновидности и сорта. Результаты исследований показывают, что из всех химических признаков у разных видов и форм люпина наибольшие различия замечены в содержании алкалоидов. Первые исследования по выяснению их количества у разных видов люпина проведены Тейбером и Гиллером (1883) Тейбер в семенах желтого люпина обнаружил 0,81% алкалоидов, в семенах люпина узколистного — 0,25, белого — 0,51, жестковолосистого — 0,2%. Гиллер получил другие данные: в люпине желтом он обнаружил 0,65% алкалоидов, в белом — 0,45, жестковолосистом — 0,02%. Об этом также свидетельствуют данные Хейзера, Бекхалта и Улиха (1934). По данным этих авторов, содержание алкалоидов у отдельных видов люпина составляет: у желтого 1,14%, у синего 1,86, у белого 2,43, изменчивого 2,48, многолетнего 1,94, жестковолосистого 1,00, элегантного 2,06, украшенного 2,37, древовидного 3,18, субкарнозуса 2,30, опушенного 2,25%.

Наряду с межвидовыми различиями большие колебания в содержании алкалоидов наблюдаются у отдельных сортов, форм и линий люпина внутри вида. Винкель (1920), определяя алкалоиды у желтого люпина, отметил, что в различных образцах этого вида содержание алкалоидов колеблется от 1,5 до 1,85%. Согласно исследованиям М. И. Смирновой, нашим и другим, процент содержания алкалоидов у люпина узколистного колеблется от 0,05 до 2,5; у люпина желтого 0,005—1,7; люпина изменчивого 1,0—1,75; люпина многолетнего 0,1—3,87; люпина белого 0,1—3,5; элегантного 0,73—2,52.

Некоторые авторы часто указывают на различное содержание алкалоидов у одного и того же вида. Это объясняется, по-видимому, применением различных методов исследования и неоднородностью материала, который анализировали. Если еще учитывать, что содержание алкалоидов зависит не только от генетических особенностей той или иной формы люпина, но и от условий его произрастания, то для характеристики алкалоидности вида или сорта люпина необходимо иметь в виду эти условия.

В Советском Союзе в настоящее время имеется большое количество сортов, форм и линий люпина как отечественной

селекции, так и завезенного из-за границы. Урожайность большинства их выяснена. Однако биохимические качества, в частности алкалоидность и содержание белковых веществ, которые определяют питательные достоинства люпина, у многих видов и сортов еще не известны.

Из практики возделывания люпина известны случаи, когда в так называемых сладких люпинах с низким содержани-

Таблица 14

Содержание алкалоидов в семенах различных видов и сортов люпина

Вид и сорт люпина	Содержание алкалоидов в % на сухое вещество
Узколистный, розовый 399	1,535—2,250
Узколистный, 183	2,242
Узколистный, Беняконский розовый	1,860—2,126
Узколистный, Пулавский	1,655—2,452
Узколистный, Мужинок	1,752—2,455
Узколистный малоалкалоидный, 88	0,072—0,180
Узколистный, Беняконский 484	1,740—1,880
Узколистный, 189	1,545—2,015
Узколистный, Беняконский 714	1,762—2,110
Узколистный, Беняконский 335	1,795—1,992
Узколистный, К-7	2,210
Узколистный, Белорусский 155	0,12
Узколистный, 2В выведен Тирайнской опытной станцией	0,140—0,160
Желтый, Вейко. Получен из ГДР и с 1945 г. возделывается в СССР	0,100
Желтый, 3 (Новозыбковский желтый малоалкалоидный)	0,150—0,388
Желтый, Белорусский 6 (улучшенный сорт Вейко)	0,01 —0,068
Желтый белосемянный (Беняконский), улучшенный сорт Вейко	0,015—0,026
Желтый, Боец. Выведен Тирайнской и Триекульской с.-х. опытными станциями (Латвийская ССР)	0,010—0,070
Желтый, Носовский белосемянный	0,110
Желтый, Быстрорастущий 4	0,039—0,04
Желтый, Тирайнский кормовой 1	0,038—0,120
Многолетний	4,260
Изменчивый	2,400
Белый, Снежинка	3,350
Карликовый	1,800
Ручейный	1,030
Элегантный	1,600
Приятный	1,000
Украшенный	2,800
Аридный	2,400
Волосистый	1,000
Сходный	0,900
Опушенный	2,700

ем алкалоидов постепенно увеличивалось количество алкалоидов и они становились менее ценными в кормовом отношении. Учитывая это, мы определяли содержание алкалоидов у многих из сортов люпина (табл. 14).

Большинство сортов выращивалось в Ботаническом саду АН БССР на супесчаной подзолистой почве. Некоторые из них присланы из различных мест Советского Союза. Из данных таблицы следует, что содержание алкалоидов в семенах в пересчете на сухое вещество колеблется от 0,04 до 4% и больше. Существенные межвидовые различия обнаружены и в качественном составе алкалоидов. Количество алкалоидов варьирует также между сортами люпина. Так, у узколистного люпина оно колеблется от 0,072 до 2,55%, а иногда и более и в кормовых сортах желтого люпина — от следов до 0,4%.

Различное содержание алкалоидов и белковых веществ в отдельных сортах кормового люпина свидетельствует о различной ценности их как корма. Такие сорта, как люпин узколистный 155 и желтый 3, в которых количество алкалоидов достигает 0,2—0,4%, малопригодны для корма в чистом виде, поэтому посевы их должны быть ограничены, а при наличии менее алкалоидных и высокопродуктивных сортов совсем исключены из посевов.

На содержание алкалоидов в люпине существенное влияние оказывают метеорологические условия вегетационного периода (табл. 15). Поскольку в наших опытах при выращива-

Таблица 15

Содержание алкалоидов в семенах люпина в разные годы репродукции

Вид и сорт	Содержание алкалоидов в % на сухое вещество				
	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1955 г.
Узколистный, К-7	—	—	1,754	1,581	1,935
Узколистный, Пулавский	—	—	1,865	1,263	1,827
Узколистный, Мужинок	1,751	2,393	1,458	1,434	2,083
Узколистный, 335	—	—	1,447	1,340	2,078
Многолетний	4,250	4,357	—	—	—

нии люпина применялась одна и та же агротехника и посев семян проводился ежегодно на одной и той же почве и в одном и том же месте, колебания в содержании алкалоидов можно объяснить только метеорологическими условиями года. Анализ температурного режима и влажности вегетационного

периода, с одной стороны, и содержания алкалоидов в растениях, с другой, показывает, что в годы с жарким солнечным и сухим летом алкалоидов накапливается больше, чем в годы с более прохладным и влажным летом. Это же отмечено и на Новозыбковской сельскохозяйственной опытной станции. По данным этой станции, количество алкалоидов в отдельные годы у желтого люпина сорта 4645 в 1949 г. было 0,907%, в 1950 — 1,1394, в 1951 — 1,3680. У сорта Быстрорастущий 4 оно соответственно составляло 0,03963; 0,03895; 0,03996; у сорта Скороспелый 5 — 0,05993; 0,03903; 0,07047%.

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА НАКОПЛЕНИЕ АЛКАЛОИДОВ И БЕЛКОВЫХ ВЕЩЕСТВ В ЛЮПИНЕ

ВЛИЯНИЕ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Образование алкалоидов в растении, как и других веществ, сложный процесс, зависящий от ряда факторов. Растительный организм, его качества и свойства находятся в неразрывной связи с внешними условиями.

Агротехника возделывания, температура, свет, влага, характер почвы и удобрений и другие факторы, составляющие комплекс экологических условий, обусловливают направленность физиологических и биохимических процессов в растениях и количественное содержание и качественный состав в них тех или иных веществ, образующихся в процессе метаболизма.

Условия питания люпина оказывают влияние на обмен веществ, на ход физиологических процессов, и они могут регулироваться человеком. Применение макро- и микроэлементов, взятых в правильных сочетаниях, значительно повышает накопление органической массы. Вместе с тем различные элементы, являясь не только источником пищи для растений, но и регуляторами их жизненных процессов, по-разному влияют на урожай, его качество, обмен веществ, и в частности на накопление в растениях алкалоидов, белковых веществ и других азотистых соединений. Однако, несмотря на важную роль и значение отдельных элементов питания в накоплении алкалоидов и белковых веществ, экспериментально этот вопрос недостаточно исследован. Имеющиеся данные малочисленны и противоречивы.

К. М. Тимофеюк (1929) установил, что внесение калия под посев узколистного люпина увеличивает урожай и снижает накопление в нем алкалоидов (табл. 16, 17). На основании этого автор делает заключение, что содержание алкалоидов находится в обратной зависимости от накопления органической массы люпина. Его опыты показали, что чем выше урожай вегетативной массы, тем ниже процентное содержание

Таблица 16

Влияние удобрений на урожай узколистного люпина и содержание алкалоидов (по К. М, Тимофеюку)

Удобрение	Стебли		Листья		Бобы		Все растение	
	масса, г	алкалоиды, %	масса, г	алкалоиды, %	масса, г	алкалоиды, %	масса, г	алкалоиды, %
Стадия сизых бобиков								
0 (контроль)	5,24	0,12	4,38	0,32	1,62	0,87	11,24	0,305
K	7,66	0,09	6,57	0,24	2,58	0,67	16,70	0,235
KS	5,68	0,15	6,60	0,17	1,20	0,66	13,48	0,21
KPS	11,81	0,09	9,05	0,23	2,25	0,82	22,11	0,225
Стадия блестящих бобиков								
0	7,60	0,06	9,00	0,12	6,98	0,75	23,48	0,285
K	9,03	0,11	7,90	0,09	7,62	0,09	24,55	0,28
KS	10,47	0,08	11,73	0,10	6,60	0,80	28,80	0,255

алкалоидов. Лишь при совместном внесении калия с серой увеличился как урожай люпина, так и содержание в нем алкалоидов. Отрицательное действие калийного удобрения на накопление алкалоидов в люпине наблюдал также Г В. Васильев.

Гильом (1930) изучал влияние различных элементов питания на накопление алкалоидов у изменчивого люпина. По его данным (табл. 18), углекислый магний, сульфат калия и хлористый калий снижают, а фосфорнокислый, азотнокислый, сернокислый аммоний, сернокислый марганец и сернокислое железо, наоборот, повышают синтез и накопление алкалоидов в растениях люпина.

Таблица 17

Влияние удобрений на алкалоидность семян узколистного люпина

Удобрение	Урожай органич. вещества, г	Урожай зерна, г	Алкалоиды, %
O	17,16	3,75	2,34
$NaHCO_3$	19,90	5,03	1,95
$KHCO_3$	21,11	5,01	1,36
Na_2SO_4	24,81	3,93	1,97
K	33,27	8,59	1,50
KPS	33,96	8,05	1,44

В противоположность К. М. Тимофеюку Гильом отмечает, что удобрение действует на люпин изменчивый одновременно и на его развитие и на накопление алкалоидов. Он подчеркивает, что вещества, повышающие урожай люпина и накопление в нем белка, увеличивают и количество алкалоидов. Гильом делает вывод, что все азотистые и серные соединения, за исключением сернокислого калия, повышают синтез и общее накопление алкалоидов.

На связь между содержанием алкалоидов в люпине и условиями его произрастания указывал Д. Н. Прянишников

(1919). Он подчеркивал, что количество алкалоидов изменяется параллельно изменению общего азота в растениях. Вследствие этого усиленное снабжение растений азотом может привести к увеличению содержания азотистых веществ, в том числе и алкалоидов. Вместе с тем Д. Н. Прянишников впервые обратил внимание на то, что при известных условиях можно получить люпин, богатый белковыми веществами, но с низким содержанием алкалоидов. Он высказал мысль о том, что путем создания определенных условий выращивания в процессе культивирования и индивидуального отбора можно постепенно снижать алкалоидность и получать новые ценные формы люпина с более низким процентом алкалоидов.

Таблица 18

Содержание алкалоидов в молодых листьях люпина изменчивого при применении различных удобрений

Удобрение	Количество алкалоидов, *мг* на одно растение	Коэффициент повышения алкалоидности	
		абсол. (на 100 частей сухого вещества)	относит. (в среднем на одно растение)
Полное	137	1,26	5,5
Полное, без солей магния	102	1,22	4,0
Фосфорнокислый аммоний	69	1,20	2,8
Азотнокислый аммоний	62	1,1	2,5
Сернокислый марганец	47	1,1	1,9
Сернокислое железо	60	1,1	2,4
Сернокислый аммоний	57	1,1	2,3
Контроль (без удобрений)	25	1,0	1,0
Углекислый магний	75	0,9	3,0
Сульфат калия	49	0,8	2,0
Хлористый калий	49	0,76	2,0

В работах Н. Н. Иванова и М. Н. Лавровой (1931) и некоторых других исследователей отмечена прямая зависимость между накоплением алкалоидов и общего азота. Н. Н. Иванов указывает на то, что эта зависимость имеет силу только внутри одного сорта. У других же сортов параллелизма в накоплении этих веществ может и не быть.

Были проведены интересные наблюдения за влиянием предшествующей культуры на накопление алкалоидов в люпине. Так, Н. Н. Иванов и М. Н. Лаврова сообщают, что при выращивании люпина после бобовых в нем накапливается больше алкалоидов, чем после выращивания злаковых.

В опытах Приморской опытной станции содержание алкалоидов в семенах люпина, произраставшего после сои, было 1,66, а после ржи — 1,22%. Повышение алкалоидов в люпине при высеве его по бобовым предшественникам объясняется тем, что бобовые культуры обогащают почву азотом, который усиливает синтез алкалоидов.

Мы провели опыты на супесчаной подзолистой почве по выяснению роли предшествующей культуры на накопление

алкалоидов у люпина. В одном случае предшествующей культурой был овес, в другом — люпин, запаханный после уборки его на семена, в третьем — клевер. Перед посевом люпина были внесены фосфорно-калийные удобрения в виде суперфосфата и хлористого калия 60 *кг/га* (K_2O и P_2O_5) с равномерной заделкой их на глубину 18—20 *см*. Отсутствие заметной разницы в содержании алкалоидов в люпине, выросшем после разных предшественников, и кажущееся противоречие с данными Н. Н. Иванова и М. Н. Лавровой можно объяснить тем, что мы проводили этот опыт на супесчаной малоплодородной подзолистой почве с незначительным содержанием азота. И, видимо, то количество минерального азота, которое дополнительно образовалось в почве из органических остатков люпина после уборки его на семена, не повлияло на сдвиг в азотистом обмене, и в частности на синтез и накопление алкалоидов.

Интересные данные о значении разных форм азотистых удобрений для накопления алкалоидов получили Фогель и Вебер (1922). Они считают, что даже одно и то же удобрение оказывает разное действие на синтез азотистых соединений в люпине. В зависимости от того, каким путем вводится азот в растение, синтез алкалоидов может или усиливаться, или подавляться. Если, например, питание азотом происходит не с участием клубеньковых бактерий, а без таковых, то в этом случае растение якобы богато азотистыми веществами, но бедно алкалоидами.

Таблица 19

Относительные величины урожая, общего количества алкалоидов и азота у синего люпина, выращенного в вегетационных сосудах (по Фогелю и Веберу)

Вариант о	Общая масса растений, %	Семена, %			Солома и корни, %	
		вес	алкалоиды	азот	вес	азот
Стерильная незараженная почва	100	100	100	100	100	100
Зараженная нитрагином	136	239	1699	545	114	211
Зараженная азотогеном	146	249	1596	563	124	321
Без бактериального удобрения	124	186	558	229	111	113
»	128	200	678	236	113	103
Нестерильная незараженная почва	72	151	738	300	56	66
Зараженная азотогеном	74	144	577	277	59	81

В табл. 19 приводятся данные о влиянии различных условий азотистого питания на содержание алкалоидов, общего азота и урожай. Из данных видно, что при заражении почвы азотфиксирующими бактериями — нитрагином и азотогеном

наряду с увеличением количества общего азота в люпине повышается содержание алкалоидов.

Азотистые удобрения — сернокислый аммоний и азотнокислый натрий хотя и повышают количество общего азота, однако накопление его в люпине под влиянием этих удобрений примерно в три раза меньше, чем при внесении нитрагина или азотогена.

Фогель и Вебер отмечают, что при выращивании люпина на стерильной и на не зараженной азотфиксирующими бактериями почве на корнях растений отсутствуют клубеньки. Наибольшее количество их наблюдалось на корнях люпина, произраставшего на почве, зараженной нитрагином и азотогеном. Усиленная азотфиксирующая работа клубеньковых бактерий, по мнению авторов, вызывала в растениях усиленное образование алкалоидов и максимальное по сравнению с другими вариантами накопление азота и общего урожая зерна, соломы и корней.

Мы изучали влияние различных элементов минерального питания на накопление алкалоидов и белковых веществ у желтого, узколистного и белого люпинов. Растения выращивались в лабораторных и полевых условиях. Полевые опыты проводились на супесчаной подзолистой почве. Механический состав почвы представлен в табл. 20.

Таблица 20

Характеристика почвы опытного участка по механическому составу

Горизонт	Глубина, *см*	Фракции в *мм* и их содержание, %					
		5,0—3,0	3,0—1,0	1,0—0,25	0,25—0,1	0,1—0,01	0,01
A_1	10—20	—	4,90	21,04	51,58	9,20	13,28
A_2	40—50	7,18	4,96	5,71	56,35	2,47	23,33
B_1	80—85	0,53	6,90	19,48	51,69	8,80	12,60
B_2	100—110	—	2,65	42,07	48,11	6,70	0,47
C	150—160	1,92	1,62	10,46	50,99	8,29	26,72

Все элементы питания вносили весной перед посевом с равномерной заделкой их на глубину 18—20 *см* и 5—10 *см*, а также в рядки вместе с семенами в виде соединений: фосфор (суперфосфат), калий (хлористый калий), азот (сульфат аммония). В течение вегетации над растениями велись фенологические наблюдения, затем учтен урожай и сделан анализ содержания в нем алкалоидов. Для биохимических анализов в воздушно-сухом состоянии материал размалывали. Алкалоиды определяли весовым методом.

Результаты анализа (табл. 21) показали, что различные элементы питания неодинаково влияют на накопление алка-

Таблица 21

Влияние элементов минерального питания на накопление алкалоидов в семенах люпина

Удобрения	Содержание алкалоидов в % на сухое вещество				
	люпин узколистный, сорт 484	люпин желтый малоалкалоидный	люпин узколистный малоалкалоидный, сорт 155	люпин желтый малоалкалоидный	люпин белый
Без удобрений	—	0,545	0,221	0,532	2,936
K_{60}	1,751	0,296	0,04	0,320	—
P_{60}	1,853	0,397	0,308	0,353	2,753
N_{60}	1,900	0,550	—	—	—
N_{30}	—		0,207	0,436	2,600
$P_{60}K_{60}$	1,817	0,344	0,195	—	—
$P_{60}K_{60}N_{60}$	1,920	0,360	—	—	—
$P_{60}K_{60}N_{15}$	—	—	0,244	0,477	2,450

лоидов. Калий значительно подавляет синтез и накопление алкалоидов у желтого, белого и узколистного люпинов, фосфор же оказывает меньшее влияние. Одностороннее внесение 60 *кг/га* фосфора вызвало незначительное снижение алкалоидов лишь у желтого люпина, у синего малоалкалоидного люпина сорта 155 количество алкалоидов при внесении фосфора даже повысилось. 60 *кг/га* азота усиливают синтез алкалоидов.

Аналогичные результаты влияния фосфора и калия отмечены нами в повторных опытах с узколистным люпином и белым алкалоидным. Содержание алкалоидов в семенах узколистного люпина сорта 399 было следующим: в варианте без удобрений 1,763%, при внесении фосфора (60 *кг/га*) 1,239, калия 60 *кг/га* 1,214%. В семенах узколистного люпина сорта 484, выращенного на делянках, где вносилось 60 *кг/га* калия, содержание алкалоидов составляло 1,682, а при внесении такой же дозы фосфора 1,950%.

Из данных табл. 21 видно, что небольшие дозы азота не только усиливают синтез алкалоидов, но и отрицательно влияют на накопление их в семенах узколистного и белого люпинов. Например, в вариантах при внесении 15—30 *кг/га* азота содержание алкалоидов в семенах узколистного и белого люпинов было ниже, чем в семенах растений, произраставших на делянках, где вносился один фосфор.

Из сказанного можно заключить, что одностороннее внесение под люпин значительного количества азота, фосфора усиливает синтез и увеличивает накопление алкалоидов. Небольшие дозы азота на подзолистой почве не только повышают накопление алкалоидов в люпине, но и оказывают на их образование отрицательное действие. В условиях наших опы-

тов, проводившихся на супесчаной подзолистой почве, бедной органическими и неорганическими азотистыми соединениями. 15—30 *кг/га* азота, по-видимому, не могли привести к большим изменениям в азотистом обмене в сторону усиления синтеза алкалоидов.

Многим видам растений, а люпину, возможно, более, чем другим, присуща способность переносить значительные колебания в количественном содержании и соотношении химических элементов в почве и тканях без заметных изменений жизнедеятельности растений. Однако это может происходить до определенной границы (М. Я. Школьник, 1950). Резкий недостаток или избыток того или другого элемента сильно отражается на жизнедеятельности растений, на задержке или усилении в них процессов синтеза и превращения веществ. Работы ряда авторов и наши исследования показывают, что для различных элементов минерального питания дозы и формы удобрений, которые вызывают заметный сдвиг в обмене азотистых веществ, в частности в синтезе алкалоидов и белковых веществ в растениях люпина, неодинаковы.

Одновременно с изучением влияния элементов минерального питания на образование алкалоидов мы провели учет урожая люпина и содержания в нем белковых веществ. Как видно из табл. 22, совместное внесение фосфора и калия благоприятно сказалось на урожайности зерна желтого, белого и синего люпинов. Почти такие же показатели получены в вариантах одностороннего внесения калия и фосфора.

Азотистые удобрения, внесенные по 30 и 60 *кг/га*, оказали незначительное действие на повышение урожая. Большие дозы азота усиливали синтез алкалоидов. Фосфор, существенно влияя на урожай семян люпина, слабо воздействует на образование и накопление в нем алкалоидов.

Результаты опытов показали, что наиболее эффективное действие на накопление белковых веществ в люпине оказывает калий. Содержание белка в семенах желтого люпина, произраставшего на участке с внесением калийного удобрения, составляло 40,4 и в семенах узколистного люпина 31,68, а с внесением фосфорного удобрения — соответственно 37,2 и 30,6%.

Из данных табл. 23 видно, что одностороннее внесение азота на малоплодородной супесчаной подзолистой почве повышает накопление белка в люпине. Однако добавление азота к фосфорно-калийным удобрениям не оказывает положительного действия на содержание белка.

О влиянии отдельных элементов минерального питания на накопление белковых веществ и органической массы люпина сообщают также А. М. Вышинский, М. П. Закирова и Ю. Б. Лысый (1954), Н. М. Андреева (1952) и К. Д. Болотов

Влияние элементов минерального питания на урожай семян различных видов люпина

Удобрения,	1-й год опыта						
	узколистный, сорт 484		желтый		белый		узколистный, сорт 484
	кг с 10 м²	%	кг с 10 м²	%	кг с 10 м²	%	кг с 10 м²
Без удобрений	1,083	100,0	2,388	100,0	1,857	100,0	1,400
K_{60}	1,667	153,9	3,074	128,7	2,727	146,8	1,500
P_{60}	1,738	160,5	2,594	108,6	2,702	145,5	1,470
N_{60}	1,110	102,5	2,716	113,7	2,452	132,0	—
N_{30}	—	—	—	—	—	—	1,490
$P_{60}K_{60}$	1,960	181,0	—	—	2,810	151,3	1,680

Удобрения, кг/	узколистный, сорт 484	2-й год опыта					
		узколистный, сорт 155		желтый		белый	
	%	кг с 10 м²	%	кг с 10 м²	%	кг с 10 м²	%
Без удобрений	100,0	1,200	100,0	1,383	100,0	2,640	100,0
K_{60}	107,2	1,350	112,5	1,762	127,4	3,300	125,0
P_{60}	105,0	1,250	104,1	1,718	124,2	2,860	108,3
N_{60}	—	—	—	—	—	—	—
N_{30}	106,4	—	—	1,610	116,4	—	—
$P_{60}K_{60}$	120,0	1,650	137,5	1,939	140,2	2,850	108,0

Таблица 23

Влияние элементов минерального питания на накопление общего и белкового азота в семенах люпина (в % на абсолютно сухое вещество)

Удобрения, кг/га	Люпин желтый				Люпин узколистный			
	общий азот	белковый азот	сырой протеин	бел	общий азот	белковый азот	сырой протеин	белок
Без удобрений	7,474	6,656	42,60	37,94	5,427	5,365	31,13	30,58
K_{60}	7,722	7,086	44,06	40,40	5,894	5,558	33,76	31,68
P_{60}	7,501	6,511	42,75	37,20	5,512	5,273	31,40	30,06
N_{60}	7,509	7,068	42,80	40,28	—	—	—	—
$P_{60}K_{60}$	6,677	6,966	43,70	39,71	—	—	—	—
$P_{60}K_{60}N_{60}$	7 710	6,761	43,95	38,44		—	—	—

(1951). Так, К. Д. Болотов изучал действие различных элементов минерального питания на урожай люпина и накопление в нем белковых веществ на песчаных и тяжелых суглинистых почвах. Исследования показали, что на урожай семян и накопление в них белковых веществ положительное действие оказывает калийное удобрение, внесенное как отдельно, так и совместно с фосфорным. Причем наибольший эффект наблюдался в опытах на легких песчаных почвах.

Результаты опытов А. М. Вышинского, М. П. Закировой и Ю. Б. Лысого показали, что наибольшее количество азотистых веществ в семенах безалкалоидного желтого люпина накапливается при внесении одновременно фосфора и калия. Что же касается вегетативной массы, то строгой закономерности в действии тех или иных элементов питания на накопление белковых веществ не наблюдается (табл. 24). Эти исследователи также установили, что урожай зеленой массы повышается в том случае, если фосфор и калий вносятся совместно (табл. 25). Такие же показатели получены при отдельном внесении калия и фосфора. Дополнительное внесение азота не оказывает положительного действия на накопление органической массы люпина. В варианте внесения NPK накопление азота и органической массы было меньше, чем в варианте, где отдельно вносились калий и фосфор или их комбинация.

Таблица 24

Содержание азота в вегетативной массе и семенах желтого люпина при различных условиях питания, %

Фаза развития	Без удобрений	P	K	PK	NPK
Начало бутонизации	3,91	3,45	3,67	3,40	4,09
Начало цветения . .	3,71	3,78	3,70	3,62	3,28
Образование сизых бобиков	3,20	3,19	3,01	3,16	3,69
Зерно	6,91	6,72	6,85	7,06	6,91

Таблица 25

Урожай воздушно-сухой массы (5 растений) по вариантам

Удобрения	Семена		Органическая масса люпина,			
			в начале бутонизации	в начале цветения	при образовании сизых бобиков	при полной спелости
Контроль	7,4	100	2,0	12,2	16	22,9
K	7,9	107,5	2,1	13,9	20,3	27,3
P	8,5	114,9	2,2	14,4	18,0	28,8
PK	8,98	121,3	2,4	13,9	23,6	31,9
NPK	7,66	102,2	2,3	12,8	18,9	24,7

Таким образом, условия питания оказывают значительное влияние на накопление азота в растениях и общей массы люпина. Из элементов питания на повышение азота в растениях больше всего влияет калий, особенно при применении его в комбинации с фосфором.

В литературных источниках имеются также сведения о том, что минеральные удобрения влияют не только на суммарное содержание белка в растениях, но и на его качество, на соотношение отдельных фракций белка и аминокислот в нем. Например, А. И. Ермаков сообщает, что калийные и азотные удобрения увеличивают накопление в растениях водорастворимых белков, тогда как фосфорные способствуют накоплению солерастворимых фракций белка. Результаты опытов других исследователей свидетельствуют о том, что нарушение в соотношении некоторых элементов питания приводит к изменению аминокислотного состава белков. Так, при недостатке калия происходит увеличение (в опыте с ячменем) лизина, аргинина, глицина, серина, лейцина, тирозина, фенилаланина. С уменьшением количества калия в питательной среде количество аспарагиновой и глютаминовой кислот снижается, а количество глютамина возрастает. При внесении больших доз калия концентрация аспарагиновой и глютаминовой кислот и их амидов повышается.

Значение определенных соотношений элементов минерального питания и необходимость их для нормального обмена веществ у растений доказаны многими исследованиями. Мы изучали влияние различных доз и форм фосфорных и калийных удобрений и способов их внесения в почву на накопление алкалоидов в люпине. Полевые опыты проводились на супесчаной подзолистой почве. Для опыта были взяты два алкалоидных сорта узколистного люпина (484 и 399) и один сорт малоалкалоидного желтого люпина (3). Соотношение фосфора и калия было 1 1; 1 2; 1 3; 1 4. Дозы $K_{60}P_{60}$; $K_{60}P_{45}$; $K_{60}P_{30}$; $K_{60}P_{15}$; $K_{20}P_{60}$; $K_{30}P_{15}$; $K_{30}P_{30}$ *кг/га*. Фосфор вносился в виде порошкообразного и гранулированного суперфосфата, а калий — в виде хлористого калия.

В табл. 26 приводятся результаты исследований содержания алкалоидов в семенах люпина при различных формах, дозах и способах заделки калийных и фосфорных удобрений. Как видно из таблицы, для биосинтеза алкалоидов важное значение имеет соотношение фосфора и калия, а также способ их внесения в почву. Содержание алкалоидов в семенах люпина при всех способах заделки удобрений снижается с увеличением дозы калия по сравнению с фосфором.

При внесении фосфора (суперфосфат) в рядки с семенами и фосфора с калием накопление алкалоидов повышается по сравнению с тем, когда эти элементы питания вносятся при

Таблица 26

Содержание алкалоидов в семенах узколистного люпина в зависимости от различных форм и способов заделки фосфорно-калийных удобрений

Способ заделки и доза, *кг/га*	Содержание алкалоидов в семенах люпина в % на сухое вещество	
	сорт 399	сорт 484
На глубину 18—20 см		
$K_{60}P_{60}$ в виде порошка	1,301	2,241
K_{60} в виде порошка; P_{60} в гранулах	1,332	2,004
K_{60} в виде порошка; P_{45} в гранулах	1,638	1,865
K_{60} в виде порошка; P_{30} в гранулах	1,293	1,743
K_{60} в виде порошка; P_{15} в гранулах	1,241	1,620
На глубину 8—10 см		
$K_{60}P_{60}$ в виде порошка	1,333	1,688
K_{60} в виде порошка; P_{60} в гранулах	1,362	1,690
K_{60} в виде порошка; P_{45} в гранулах	1,440	1,702
K_{60} в виде порошка; P_{30} в гранулах	1,406	—
K_{60} в виде порошка; P_{15} в гранулах	1,248	1,600
На глубину 18—20 см в рядки вместе с семенами		
K_{60} в виде порошка; P_{15} в гранулах	2,282	1,713
K_{60} в виде порошка; P_{30} в гранулах	1,510	1,854
K_{30} в виде порошка; P_{15} в гранулах	—	1,779
K_{30} в виде порошка; P_{30} в гранулах	1,600	1,908
K_{60} в виде порошка; P_{30} в гранулах	—	1,953

равномерной заделке их в почве. Например, при внесении 60 *кг/га* K_2O и 15 *кг/га* P_2O_5 при равномерной заделке на глубину 18—20 *см* содержание алкалоидов в семенах узколистного люпина сорта 399 составляло 1,24 и сорта 484 1,620%, в то время как при внесении калия в такой же дозе равномерно на глубину 18—20 *см*, а фосфора в рядки вместе с семенами люпина содержание алкалоидов соответственно составляло 1,282 и 1,713%.

Содержание алкалоидов повышается и при совместном внесении калия и фосфора в рядки вместе с семенами люпина. Это, по-видимому, можно объяснить особенностями строения и развития корневой системы люпина.

При внесении удобрений в рядки вместе с семенами удобрения могут оказывать токсическое действие на растения в начальном периоде их развития, когда они еще не окрепли и корни нежны и чувствительны к повышенным концентрациям этих элементов питания. В дальнейшем же корневая система люпина, развиваясь вглубь и в горизонтальном направ-

ения при рядковом способе размещения удобрений, лишается возможности более полно их усваивать. И, следовательно, по сравнению с равномерным размещением удобрений в этом случае питание растений ухудшается.

Разные условия питания при разных способах размещения удобрений сказываются и на накоплении алкалоидов. Так, в люпине, произраставшем на участке с глубиной заделки фосфорных и калийных удобрений до 10 *см*. процентное содержание алкалоидов, как правило, было ниже, чем на участке с глубиной заделки до 20 *см*.

Опыты показали, что повышенные дозы калия отрицательно влияют на накопление алкалоидов в люпине. Так, например, в опытах с желтым и узколистным люпинами были получены соответственно такие данные: $K_{60}P_{60}$—0,412 и 2,020; $K_{60}P_{45}$ — 0,364 и 1,955; $K_{60}P_{30}$ — 0,240 и 1,881 и при внесении $K_{120}P_{60}$ — 0,200 и 1,810% алкалоидов в семенах люпина.

Таким образом, результаты опытов по изучению влияния различных доз и способов внесения фосфора и калия под посев люпина свидетельствуют о том, что калий в правильном сочетании с другими элементами питания и прежде всего с фосфором увеличивает не только урожай люпина, но и уменьшает в нем количество алкалоидов.

Азот и калий оказывают аналогичное действие на образование и накопление алкалоидов у ряда других алкалоидоносных растений. В работах М. И. Смирновой-Иконниковой (1938), С. Я. Золотницкой (1949), К. Т. Сухорукова, Н. А. Бородулиной (1932), Аврамовой (1955) приводятся данные, показывающие, что значительные дозы азота усиливают синтез и общее накопление алкалоидов в растениях табака, белладонны, дурмана, мака и т. д. В то же время калий, по данным С. Я. Золотницкой, М. И. Смирновой-Иконниковой, отрицательно влияет на накопление алкалоидов у этих растений.

Изучая влияние различных концентраций удобрений на рост и синтез алкалоидов в дурмане, Агастус (1931) также показал, что максимальный выход алкалоидов из листьев и корней у этого растения получен при внесении смеси фосфора, калия и азота. Уменьшение дозы азота в смеси значительно уменьшало количество алкалоидов. Добавление фосфора в смесь удобрений увеличивало количество алкалоидов, а увеличение дозы калия значительно уменьшало их в листьях и корнях.

Таким образом, азот, фосфор, калий и некоторые другие элементы оказывают сходное действие на образование и накопление алкалоидов как в люпине, так и в других алкалоидобразующих растениях (табак, белладонна, дурман и мак).

Опыты с внесением различных удобрений под некоторые алкалоидоносные культуры — табак, опийный мак, белладон-

[illegible] и другие показали, что органические удобрения влияют на процесс образования алкалоидов у этих культур. Так М. И. Смирнова-Иконникова и ряд других авторов отмечают, что навоз усиливает синтез и увеличивает содержание алкалоидов в растениях табака.

С. Я. Золотницкая в опытах с внесением минеральных и органических удобрений под дурман на супесчаных бесструктурных почвах установила, что навоз благоприятно действует на накопление в растении алкалоидов. Ссылаясь на Хачера, С. Я. Золотницкая сообщает, что под влиянием навоза содержание алкалоидов у мака увеличивалось в 15 раз. При внесении навоза под белладонну количество алкалоидов в листьях этого растения удваивается. В опыте с дурманом навоз снижал содержание алкалоидов. В ряде работ также подчеркивается положительное значение навоза в алкалоидобразовательном процессе у других алкалоидоносных растений.

Мы провели опыты по изучению влияния навоза и торфа на накопление алкалоидов, а также белковых веществ в желтом и узколистном люпинах в полевых условиях на супесчаной подзолистой почве (табл. 27). Результаты опытов показывают, что навоз и торф увеличивают накопление алкалоидов в люпине. В семенах желтого люпина, выращенного на фоне минеральных удобрений (суперфосфат+хлористый калий, внесенные из расчета 60 *кг/га* P_2O_5 и K_2O), содержание алкалоидов было 0,344, а в семенах синего люпина 1,810% (на абсолютно сухое вещество). При дополнительном внесении под посев люпина 20 *т/га* навоза оно составило соответственно 0,421 и 2,066%, т. е. содержание алкалоидов при внесении навоза увеличивалось примерно на 20—22%.

Таблица 27

Влияние органического удобрения на содержание алкалоидов, общего и белкового азота и урожай семян желтого и узколистного люпинов

Удобрения	Содержание алкалоидов в % на сухое вещество				Урожай семян, *ц/га*	
	люпин желтый			люпин узколистный		
	алкалоиды	общий азот	белковый азот	алкалоиды	желтого	узколистного
$P_{60}K_{60}$ *кг/га* (контроль) . . .	0,344	7,467	6,966	1,817	27,0	24,2
$P_{60}K_{60}$ *кг/га* + навоз 20 *т/га*	0,421	7,638	6,813	2,066	27,0	20,7
$P_{60}K_{60}$ *кг/га* + торф 20 *т/га*	0,488	7,440	6,755	2,033	25,7	20,5

Такое же влияние на накопление алкалоидов оказал и торф. Как видно из данных табл. 27, содержание алкалоидов в семенах желтого люпина, произраставшего в варианте с до-

...нительным внесением 20 *т/га* торфа, было 0,488 и в семенах синего люпина 2,033%, т. е. в первом случае оно увеличивалось примерно на 40 и во втором на 20% по сравнению контролем.

Навоз и торф не оказали положительного влияния на накопление общего и белкового азота в семенах люпина. Содержание общего азота в семенах люпина, произраставшего на делянках с применением навоза и торфа, было почти таким же, как и в контроле, а процент белкового азота в этом случае был даже ниже, чем в контроле.

Навоз и торф также не влияли на урожай люпина. Урожай семян желтого люпина в варианте с внесением навоза был близок к контролю, а в варианте с торфом он оказался примерно на 20% ниже, чем в контроле.

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА НАКОПЛЕНИЕ АЛКАЛОИДОВ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЮПИНА

До недавнего времени считалось, что микроэлементы оказывают влияние на величину урожая и почти не влияют на качественные изменения растений. В последнее время ряд исследователей показали, что многие микроэлементы (бор, молибден, марганец, медь и др.) существенно влияют не только на величину урожая, но и на качество растений, изменяя состав и содержание в них углеводов, белковых веществ, жиров, витаминов и других веществ.

Действие микроэлементов на растения связано с деятельностью ферментов. Во многих случаях микроэлементы входят в состав различных ферментов или других органических биологически активных систем.

Большой интерес представляют работы по изучению роли молибдена. В настоящее время установлено, что основная физиологическая и биохимическая роль молибдена заключается прежде всего в улучшении азотистого обмена. Этот микроэлемент участвует в ферментативных окислительно-восстановительных реакциях, фиксации молекулярного азота, восстановлении и ассимиляции нитратов и синтезе белков в организме растений, бактерий, грибов и водорослей. Как показали Дональд (1953), Николас и Нэзон (1955), Эвенс (1956), Пейве (1961) и другие, редукционная активность ферментов нитратредуктазы, нитритредуктазы и гидроксиламиноредуктазы, катализирующих процессы восстановления нитратов, в большой степени обусловлена наличием молибдена. Кроме того, функция молибдена шире, чем участие его в восстановлении нитратов. Согласно данным Е. И. Ратнера и И. А. Буркиной (1959), Вольфа (1954) и других, молибден оказывает положи-

тельное влияние и на уровень использования азота для синтеза белка. Посингем (1957) и другие нашли, что при недостатке молибдена в питательной среде снижается количество свободных аминокислот и что клубеньки бобовых очень богаты молибденом и нитратредуктазой, в связи с чем можно предположить, что молибден принимает какое-то участие в фиксации азота через нитратредуктазу. Таким образом, значение молибдена для растений не только в редукции нитратов, но и в дальнейших процессах обмена вплоть до синтеза белка и других органических веществ.

Марганец также один из наиболее активных металлов по отношению к карбоксилазам (Д. М. Михлин, 1956). По данным П. А. Власюка (1956), Хендричи (1954), марганец наряду с молибденом участвует в процессе восстановления нитратов с образованием аминокислот и белков. Он уменьшает в растении количество растворимых форм азотистых веществ и усиливает синтез белка. В опытах П. А. Власюка и З. М. Климовицкой (1957) показано, что марганец способствует более интенсивному обмену фосфора нуклеиновых кислот и участвует в нуклеиновом обмене.

М. Я. Школьник (1955), М. Я. Школьник и С. А. Абдурашитов (1958), М. Г. Абуталымов, И. Бунятов и А. Марданов (1956), И. К. Дагис (1956), П. А. Власюк (1956), Я. В. Пейве и А. Е. Круй (1958) показали, что марганец, молибден, медь и другие микроэлементы повышают активность окислительно-восстановительных ферментов: пероксидазы, аскорбиноксидазы, каталазы. Отсюда можно допустить, что микроэлементы, влияя на окислительно-восстановительные процессы, участвуют не только в освобождении энергии, но и в образовании органических кислот, необходимых для синтеза различных веществ, в том числе и белковых (М. Я. Школьник, 1960).

Бесспорна также важная роль бора для многих видов растений. М. Я. Школьник (1950) установил положительное влияние бора на накопление белковых веществ. Он также высказал предположение, что действие бора на белковый обмен состоит в участии в окислительно-восстановительных процессах. Положительное значение бора в белковом обмене отметил и Шмидт (1953).

Торсель (1950) сообщает, что органические соединения бора (арилборные кислоты), обладающие способностью усиливать ростовые процессы, положительно влияют на рост корней. Как выяснилось, наиболее сильное действие оказывает фенилборная кислота.

Д. Я. Бузовер (1951), Р. А. Азимов (1955) показали, что под влиянием бора усиливается гидролитическая активность инвертазы в листьях и ее синтетическая деятельность в клубнях картофеля и плодах земляники.

В 1961 г. М. Я. Школьник уста...
нуклеиновый обмен. В опытах с
М. Я. Школьник обнаружил, что
в этих растениях рибонуклеи...
стороны, внесение свобод...
устраняло недостаточнос...
ших бор с начала роста
в начале их роста, а
Е. А. Шерстнев и Г В. Кури...
бор оказывает влияние на нук...
бора происходит более быстрое

...блицы 29

...юпина

...жколистного

Мы изучали влияние бора, молибдена, марганца и меди на образование и накопление алкалоидов и белковых веществ у разных видов люпина в условиях вегетационных и полевых опытов. В первом случае для опытов использовали мелкий чистый кварцевый песок, в который добавляли суперфосфат, хлористый калий и борную кислоту. После того как сосуды заполнили песком и внесли необходимые удобрения, посеяли семена люпина, предварительно проращенные на дистиллированной воде. Опыт продолжался 35 дней. После этого растения убрали, корни тщательно отмыли дистиллированной водой, определили вес растений из каждого сосуда по вариантам опыта и количество алкалоидов (табл. 28).

Влияние бо...
в...

Вариант опыта	Р...	
Без удобрений .	5,150	
Фосфор 200 *мг*, калий 200 *мг* на 1 *кг* песка	5,200	6...
Фосфор 200 *мг*, калий 200 *мг* + бор 1,5 *мг* на 1 *кг* песка . .	5,400	40
Бор 1,5 *мг* на 1 *кг* песка	5,500	48

Из данных таблицы видно, что бор способствует уменьшению количества алкалоидов в люпине, причем влияние бора наиболее ярко проявляется при совместном внесении его с основными элементами питания — фосфором и калием. В вариантах с внесением бора наблюдалось также несколько большее накопление органической массы люпина.

Опыты по изучению влияния бора, молибдена, марганца и меди на образование и накопление алкалоидов и белковых веществ в полевых условиях показали, что внесение бора под посевы люпина способствует снижению в нем алкалоидов и повышению содержания белка и общего азота. Полевые опыты проводились на супесчаной дерново-подзолистой почве в условиях Белоруссии. Микроэлементы вносились в почву

тельное влияние и на уровень использования азота для синтеза белка. Посингем (1957) и другие нашли, что при недостатке молибдена в питательной среде снижается количество свободных аминокислот и что клубеньки бобовых очень богаты молибденом и нитратредуктазой, в связи с чем можно предположить, что молибден принимает какое-то участие в фиксации азота через нитратредуктазу. Таким образом, значение молибдена для растений не только в редукции нитратов, но и в дальнейших процессах обмена вплоть до синтеза белка и других органических веществ.

Марганец также один из наиболее активных металлов по отношению к карбоксилазам (Д. М. Михлин, 1956). По данным П. А. Власюка (1956), Хендричи (1954), марганец наряду с молибденом участвует в процессе восстановления нитратов с образованием аминокислот и белков. Он уменьшает в растении количество растворимых форм азотистых веществ и усиливает синтез белка. В опытах П. А. Власюка и З. М. Климовицкой (1957) показано, что марганец способствует более интенсивному обмену фосфора нуклеиновых кислот и участвует в нуклеиновом обмене.

М. Я. Школьник (1955), М. Я. Школьник и С. А. Абдурашитов (1958), М. Г. Абуталымов, И. Бунятов и А. Марданов (1956), И. К. Дагис (1956), П. А. Власюк (1956), Я. В. Пейве и А. Е. Круй (1958) показали, что марганец, молибден, медь и другие микроэлементы повышают активность окислительно-восстановительных ферментов: пероксидазы, аскорбиноксидазы, каталазы. Отсюда можно допустить, что микроэлементы, влияя на окислительно-восстановительные процессы, участвуют не только в освобождении энергии, но и в образовании органических кислот, необходимых для синтеза различных веществ, в том числе и белковых (М. Я. Школьник, 1960).

Бесспорна также важная роль бора для многих видов растений. М. Я. Школьник (1950) установил положительное влияние бора на накопление белковых веществ. Он также высказал предположение, что действие бора на белковый обмен состоит в участии в окислительно-восстановительных процессах. Положительное значение бора в белковом обмене отметил и Шмидт (1953).

Торсель (1950) сообщает, что органические соединения бора (арилборные кислоты), обладающие способностью усиливать ростовые процессы, положительно влияют на рост корней. Как выяснилось, наиболее сильное действие оказывает фенилборная кислота.

Д. Я. Бузовер (1951), Р. А. Азимов (1955) показали, что под влиянием бора усиливается гидролитическая активность инвертазы в листьях и ее синтетическая деятельность в клубнях картофеля и плодах земляники.

В 1961 г. М. Я. Школьник установил, что бор влияет на нуклеиновый обмен. В опытах с фасолью и подсолнечником М. Я. Школьник обнаружил, что бор способствует увеличению в этих растениях рибонуклеиновой кислоты (РНК). С другой стороны, внесение свободной РНК в питательный раствор устраняло недостаточность бора как у растений, не получавших бор с начала роста, так и у растений, получавших бор в начале их роста, а затем лишенных этого элемента. Е. А. Шерстнев и Г В. Куриленок (1962) также отмечают, что бор оказывает влияние на нуклеиновый обмен. Под влиянием бора происходит более быстрое включение аденина в РНК.

Мы изучали влияние бора, молибдена, марганца и меди на образование и накопление алкалоидов и белковых веществ у разных видов люпина в условиях вегетационных и полевых опытов. В первом случае для опытов использовали мелкий чистый кварцевый песок, в который добавляли суперфосфат, хлористый калий и борную кислоту. После того как сосуды заполнили песком и внесли необходимые удобрения, посеяли семена люпина, предварительно проращенные на дистиллированной воде. Опыт продолжался 35 дней. После этого растения убрали, корни тщательно отмыли дистиллированной водой, определили вес растений из каждого сосуда по вариантам опыта и количество алкалоидов (табл. 28).

Таблица 28

Влияние бора на накопление алкалоидов в желтом люпине

Вариант опыта	Вес растений одного сосуда, *г*	Количество алкалоидов в растениях одного сосуда, *мг*
Без удобрений	5,150	70
Фосфор 200 *мг*, калий 200 *мг* на 1 *кг* песка	5,200	68
Фосфор 200 *мг*, калий 200 *мг* + бор 1,5 *мг* на 1 *кг* песка	5,400	40
Бор 1,5 *мг* на 1 *кг* песка	5,500	48

Из данных таблицы видно, что бор способствует уменьшению количества алкалоидов в люпине, причем влияние бора наиболее ярко проявляется при совместном внесении его с основными элементами питания — фосфором и калием. В вариантах с внесением бора наблюдалось также несколько большее накопление органической массы люпина.

Опыты по изучению влияния бора, молибдена, марганца и меди на образование и накопление алкалоидов и белковых веществ в полевых условиях показали, что внесение бора под посевы люпина способствует снижению в нем алкалоидов и повышению содержания белка и общего азота. Полевые опыты проводились на супесчаной дерново-подзолистой почве в условиях Белоруссии. Микроэлементы вносились в почву

в соединениях: бор в виде борной кислоты, молибден в форме молибденовокислого аммония, марганец и медь в виде солей серной кислоты. Контролем служил вариант с $P_{60}K_{60}$ *кг/га*.

Удобрения заделывали весной перед посевом равномерно на глубину 18—20 *см*. Содержание алкалоидов в семенах люпина определяли по вариантам опыта. После созревания семена размалывались на мельнице. В люпиновой муке, просеянной через сито с отверстиями диаметром 0,5 *мм*, определяли содержание алкалоидов и белка (табл. 29).

Из таблицы видно, что характер действия бора наиболее ярко проявляется в количественном содержании алкалоидов у желтого люпина. Так, при внесении 1 *кг/га* бора в семенах этого вида люпина обнаружено на 30—40% алкалоидов меньше, чем в семенах растений, произраставших на делянках без бора.

На участке, где не вносились никакие удобрения, эта разница была еще больше. Следует отметить, что внесение более 1 *кг/га* бора изменяло характер его влияния на накопление

Таблица 29

Влияние бора, молибдена, марганца и меди на накопление алкалоидов в желтом и узколистном люпинах в полевых условиях

Удобрения, *кг/га*	Содержание алкалоидов в семенах люпина по повторностям опытов					
	желтого		узколистного		желтого	
	в % на абсолютно сухое вещество	в % к контролю	в % на абсолютно сухое вещество	в % к контролю	в % на абсолютно сухое вещество	в % к контролю
$P_{60}K_{60}$ (контроль)	0,425	100,0	2,020	100,0	0,576	100,0
$P_{60}K_{60}+B_1$	0,224	53,0	1,731	85,7	0,300	53,0
$P_{60}K_{60}+B_2$	0,338	79,5	1,746	86,4	0,308	64,7
$P_{60}K_{60}+B_3$	—	—	—	—	—	—
$P_{60}K_{60}+Mo_1$	0,290	70,3	1,900	94,6	0,392	82,4
$P_{60}K_{60}+Mo_2$	0,325	79,0	1,790	88,7	0,470	98,6
$P_{60}K_{60}+Mn_5$	0,400	94,2	1,983	98,2	0,500	105,0
$P_{60}K_{60}+Mn_{10}$	—	—	2,078	102,2	0,503	105,7
$P_{60}K_{60}+Cu_1$	—	—	1,934	97,2	—	—
$P_{60}K_{60}+Cu_2$	—	—	1,960	97,0	—	—
Без удобрений	0,450	107,0	2,114	106,0	—	—

Удобрения	Содержание алкалоидов в семенах люпина по повторностям опытов					
	узколистного		желтого		узколистного	
	в % на абсолютно сухое вещество	в % к контролю	в % на абсолютно сухое вещество	в % к контролю	в % на абсолютно сухое вещество	в % к контролю
$P_{60}K_{60}$ (контроль)	2,000	100,0	0,500	100,0	0,195	100,0
$P_{60}K_{60}+B_1$	1,800	90,0	0,250	50,0	0,141	72,3
$P_{60}K_{60}+B_2$	1,850	95,0	—		—	—
$P_{60}K_{60}+B_3$	—	—	—	—	0,141	72,3
$P_{60}K_{60}+Mo_1$	1,961	98,5	0,292	58,0	0,190	97,0
$P_{60}K_{60}+Mo_2$	1,940	97,0	—	—	—	
$P_{60}K_{60}+Mn_5$	2,00	100,0	—	—	—	—
$P_{60}K_{60}+Mn_{10}$	2,110	105,6	—	—	—	—
$P_{60}K_{60}+Cu_1$	—	—	—	—	—	—
$P_{60}K_{60}+Cu_2$	2,026	101,3	—	—	—	—
Без удобрений	—	—	—	—	—	—

алкалоидов. Например, в варианте, где бор вносился в дозе 2 и 3 *кг/га*, содержание алкалоидов в семенах желтого люпина было несколько выше, чем в варианте, где бор вносился в дозе 1 *кг/га*. По-видимому, более высокие дозы этого микроэлемента оказывают иной характер действия на азотистый обмен люпина, в частности на процессы биосинтеза алкалоидов.

Действие бора на накопление алкалоидов в узколистном (особенно высокоалкалоидном) люпине было несколько меньшим. Однако и в этом случае бор снижает содержание алкалоидов. В отличие от желтого люпина процентное содержание алкалоидов в семенах узколистного люпина, произраставшего на участке, где вносился 1 *кг/га* бора, было примерно такое же, как и в варианте, где вносилось 2 и 3 *кг/га* бора. Это свидетельствует об иной реакции узколистного люпина на бор, чем желтого.

Молибден также способствует снижению алкалоидности люпина, хотя по сравнению с бором эффективность его меньше. Действие марганца и меди на биосинтез и накопление алкалоидов в люпине в условиях полевых опытов незначи-

тельно. Содержание алкалоидов в семенах желтого и синего люпинов, произраставших на делянках, где вносились марганец и медь, было примерно такое же, как и в контроле. При внесении 10 *кг/га* марганца наблюдалось даже более высокое накопление алкалоидов, чем в контроле. Это явление, по-видимому, можно объяснить тем, что подзолистые почвы, на которых проводились опыты, имеют достаточное количество подвижного марганца и дополнительное внесение его в небольших дозах не оказывает заметного влияния, а большие дозы влияют на азотистый обмен люпина, усиливая процессы образования и накопления алкалоидов.

Бор и марганец оказывают аналогично специфическое действие на биосинтез алкалоидов в других растениях, относящихся, как и алкалоиды люпина, к группе производных пиридина. Так, Штейнберг (1955), изучавший влияние разных элементов минерального питания на биосинтез никотина у табака, указывает, что исключение бора из питательной смеси, на которой выращивался табак, приводило к сильному повышению содержания в нем алкалоидов. Если в растениях табака, выращенных без исключения бора и марганца, содержание алкалоидов было 0,13%, то в растениях, выращенных с 7-недельным исключением бора, 0,5 и в растениях, выращенных без марганца, 0,087%. Таким образом, бор отрицательно действует на биосинтез алкалоидов не только люпина, но и табака. Марганец заметного влияния на содержание алкалоидов табака, как и алкалоидов люпина, не оказывает. Автор отмечает, что недостаток меди и цинка в питательной смеси не оказал существенного влияния на содержание алкалоидов в растениях табака.

Таблица 30

Содержание белковых веществ в желтом люпине при внесении различных микроэлементов

Раствор Кнопа	Содержание белка в % на сухое вещество
Контроль	19,50
+ бор 1,5 *мг* на 1 *л*	20,75
+ бор 0,7 *мг* на 1 *л*	20,75
+ молибден 2,5 *мг* на 1 *л*	18,03
+ марганец 5 *мг* на 1 *л*	20,20
+ марганец 10 *мг* на 1 *л*	17,87
+ медь 1 *мг* на 1 *л*	18,60

Иное действие бор оказывает на накопление белковых веществ в растениях люпина. Анализы вегетативной массы и семян на содержание белковых веществ в вариантах вегетационных и полевых опытов показали, что как в условиях водной культуры, так и в полевых условиях бор оказывает положительное действие на биосинтез и накопление белковых веществ в люпине (табл. 30).

Как показали результаты анализа семян желтого и узко-

цветного люпинов, бор оказал положительное влияние на накопление белковых веществ в полевых условиях.

В табл. 31 приводятся данные, характеризующие влияние бора, молибдена и марганца на содержание белка в семенах желтого и синего люпинов в условиях полевых опытов. Из данных таблицы видно, что 1 и 2 *кг/га* бора оказывают положительное действие на процесс накопления белка в люпине, повышая содержание его в семенах желтого люпина на 3—5 и в семенах синего люпина на 2—3% по сравнению с контролем. Молибден также положительно влияет на накопление белковых веществ в люпине. Содержание белка в семенах желтого и синего люпинов, выращенных на делянках, где внесен молибден, было на 2—3% выше, чем в контроле. Содержание белка в семенах синего люпина, произраставшего на делянках с применением 5—10 *кг/га* марганца, было примерно такое же, как и в контроле, т. е. как и в семенах люпина, произраставшего на фоне $P_{60}K_{60}$ *кг/га,* а у желтого люпина оно было даже несколько ниже, чем в контроле.

Таблица 31

Влияние бора, молибдена и марганца на содержание белковых веществ в люпине

Удобрения, *кг/га*	Содержание белка в семенах люпина в % на абсолютно сухое вещество		
	желтого	синего	желтого
$P_{60}K_{60}$ (контроль)	42,33	30,52	40,00
$P_{60}K_{60}+B_1$	43,33	32,90	45,02
$P_{60}K_{60}+B_2$	45,20	31,00	43,30
$P_{60}K_{60}+Mo_1$	43,24	32,20	42,90
$P_{60}K_{60}+Mo_2$		31,80	42,50
$P_{60}K_{60}+Mn_5$	—	29,11	—
$P_{60}K_{60}+Mn_{10}$	38,10	30,80	—
Без удобрений	—	—	39,60

Кроме выяснения влияния микроэлементов на накопление общего количества белковых веществ, мы определяли количество аминокислот в них методом хроматографии на бумаге. Результаты исследований показали, что бор, молибден и другие оказывают определенное действие не только на накопление общего количества белковых веществ, но и на соотношение в них аминокислот. Хотя приведенные в табл. 32 данные не позволяют пока сделать окончательных выводов вследствие того, что не все аминокислоты были определены, тем не менее они свидетельствуют о том, что бор, молибден и другие микроэлементы существенно влияют на общее накопление белка и на соотношение аминокислот в нем. Дополнительное внесение к основным элементам питания — фофсору, калию — бора, молибдена, марганца или меди во всех случаях заметно повышало в белках семян люпина количество таких аминокислот, как аргинин, лизин, глютаминовая кислота, фенилала-

Таблица 32

Влияние микроэлементов на содержание отдельных аминокислот в белках семян желтого люпина, %

Удобрения,	Лизин	Гистидин	Аргинин	Глютаминовая кислота	Треонин	Валин	Фенилаланин	Лейцин+ +изолейцин
$P_{60}K_{60}$	1,14	1,10	2,80	4,71	2,35	0,76	1,29	4,70
$P_{60}K_{60}+B_1$	2,06	4,85	4,10	9,25	1,93	1,25	2,72	3,86
$P_{60}K_{60}+Mo_1$	3,15	3,33	5,19	7,70	1,33	1,16	2,75	3,49
$P_{60}K_{60}+Mn_5$	2,00	4,20	5,51	9,03	1,30	1,53	1,76	4,00
$P_{60}K_{60}+Cu_5$	3,88	1,11	3,55	10,35	1,89	1,67	3,51	—

нин и валин. И, наоборот, доля треонина и лейцина с изолейцином в белках люпина под влиянием указанных микроэлементов уменьшалась.

Сходное действие различных минеральных элементов на обмен веществ в растениях отметили и другие исследователи. Так, М. Я. Школьник и Н. В. Ковалева (1954) установили, что железо, магний и калий значительно устраняют характерную стерильность колоса ячменя при недостатке бора.

М. Я. Школьник (1955) сообщает о сходном действии двуокиси марганца и бора на отток углеводов из листьев к репродуктивным органам у конских бобов и льна. Сходное с бором влияние двуокись марганца оказывает и на содержание аскорбиновой кислоты, являющейся важным компонентом окислительно-восстановительных систем, а также на плодоношение конских бобов. При предварительном 15-дневном питании конских бобов бором двуокись марганца значительно способствовала ослаблению борной недостаточности в дальнейшем развитии растений при исключении бора из питательной смеси.

Бореш также обнаружил, что от недостатка железа растения сине-зеленых водорослей могут позеленеть при помощи хрома или марганца. Это указывает на то, что наряду с различным действием или противодействием микроэлементов на обмен веществ существует явление взаимосходного их влияния на отдельные стороны метаболизма растительного организма. Наши результаты, как и данные других авторов, подтверждают сходное действие различных элементов на обмен веществ. Но, говоря о взаимосходном влиянии микроэлементов на накопление аминокислот в люпине, мы не отрицаем

и специфической роли каждого их них в жизнедеятельности растений люпина.

Чем объяснить сходное действие микроэлементов на белковый и алкалоидный обмен, пока сказать трудно. М. Я. Школьник считает, что, возможно, это связано с аналогичным влиянием этих элементов на окислительно-восстановительные системы, возможно, что при недостатке того или иного элемента происходит замена окислительных систем на системы, не содержащие данного элемента.

Итак, микроэлементы (бор и молибден) способствуют снижению алкалоидов и повышению белковых веществ в люпине, увеличивая его кормовые достоинства. Приведенные данные подтверждают представление о связи биосинтеза алкалоидов в растениях с белковым обменом. Вместе с тем они свидетельствуют о том, что при определенных условиях можно изменить характер и направленность обмена веществ в растениях люпина, создав условия, способствующие уменьшению образования и накопления алкалоидов и увеличению белков. Можно допустить, что процесс образования алкалоидов и белков в растениях люпина при известных условиях является как бы своего рода «конкуренцией» за использование каких-то общих, исходных для биосинтеза алкалоидов и белков, метаболитов и что в зависимости от условий питания, как и других факторов внешней среды, в процессе превращения таких метаболитов (аминокислот) первые используются больше на образование белков или, наоборот, на образование алкалоидов. Возможно также «равномерное» использование таких общих предшественников на образование белков и алкалоидов.

При таком представлении о биосинтезе алкалоидов в растениях становится объяснимым факт, когда с увеличением содержания белков в растении увеличивается и содержание алкалоидов и когда синтез и накопление алкалоидов в растениях уменьшаются, а содержание белковых веществ увеличивается. Наши данные о влиянии различных доз микроэлементов на накопление алкалоидов и белковых веществ в люпине согласуются с представлением, приведенным выше, хотя они и не являются прямым его доказательством. Более успешно решить этот вопрос можно путем применения соединений с радиоактивными и стабильными изотопами.

В наших опытах наиболее высокое содержание калия было обнаружено в семенах желтого люпина, выращенного на делянках, где вносили 1 *кг/га* бора. В семенах, собранных с делянок, где вносили 2 *кг/га* бора, содержание калия было несколько меньше. Следовательно, бор оказывает положительное действие на передвижение калия в люпине лишь в определенной дозе. Недостаток и избыток бора затрудняют усвоение и передвижение калия в растениях.

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛЮПИНА

Микроэлементы повышают продуктивность многих сельскохозяйственных растений (М. Я. Школьник, 1950; Я. В. Пейве, 1954; М. В. Каталымов, 1948; Стайлс, 1949 и др.).

По данным А. М. Вышинского, М. П. Закировой и Ю. Б. Лысого (1954), внесение бора под люпин оказало положительное действие на образование и развитие клубеньковых бактерий на корнях люпина. Вес клубеньков составил у растений, произраставших в сосудах без удобрений, 1,98, с внесением фосфорно-калийных удобрений 4,8, а с дополнительным внесением бора к фосфору 5,9 *г*.

В опытах А. П. Резниковой (1950) на Украине на среднеподзолистой песчано-суглинистой почве внесение 3 *кг/га* бора и предпосевная обработка семян люпина раствором буры повысили урожай семян синего и желтого люпинов на 17—21 и стеблей на 29—30%. Автор указывает, что бор повысил устойчивость люпина к фузариозу, снизив это заболевание более чем в два раза.

О. К. Кедров-Зихман, А. А. Осина, С. М. Милокова, М. Г. Данкова (1938) установили, что бор уменьшает отрицательное действие извести на развитие люпина.

Мы изучали действие бора, молибдена, марганца и меди на рост и развитие растений люпина. Более детально было изучено влияние бора. Опыты проводились в водных и почвенных культурах. Для водных культур брали люпин желтый, а в условиях полевых опытов — люпины желтый и узколистный. Питательную смесь для водных культур готовили по Кнопу, куда добавляли микроэлементы в виде растворов борной кислоты, сернокислого марганца, медного купороса и молибденовокислого аммония. В опытах с водными культурами брали следующие дозы микроэлементов: бора 1,5 и 0,7, молибдена 2,5 и 1, марганца 10 и 5, меди 2,1, 0,5 и 0,1 *мг/л*. Питательный раствор меняли через каждые 10 дней. Опыты длились 35 дней, после чего растения убирали для последующего анализа.

Опыты с водными культурами проводились в стеклянных сосудах емкостью 3 *л* по одной и той же схеме дважды. В обоих случаях были получены сходные результаты. Контролем служили растения, выращенные на питательной смеси Кнопа без микроэлементов. В табл. 33 приведены средние данные двух опытов.

Бор и марганец в указанных концентрациях положительно влияют на рост люпина. Особенно ярко проявляется положительное действие бора на накопление общей массы листьев и на рост корневой системы. Если средняя длина главного корня у контрольных растений к концу опыта была 16 *см*, то в ва-

Таблица 33

Влияние бора, марганца, молибдена и меди на рост и развитие желтого люпина

Вариант опыта	Вес растений из 2 сосудов к концу опыта, *г*	Дл на 1 растения,	Длина главного корня 1 растения, *см*	Вес корневой системы 1 растения, *г*	Число листьев на 1 растение	Общий вес листьев растений из 2 сосудов, *г*	Количество боковых корней на 1 растение
Раствор Кнопа	18,5	34,2	16,5	0,31	7	3,2	10
То же + бор 1,5 *мг/л*	15,0	45,5	27,5	0,41	8	4,2	12
То же + бор 0,7 *мг/л*	16,0	45,4	28,3	0,42	9	4,5	16
То же + марганец 10 *мг/л*	14,1	36,3	21,3	0,37	7	3,6	13
То же + марганец 5 *мг/л*	14,0	38,2	21,7	0,41	8	4,0	—
То же + молибден 2,5 *мг/л*	13,5	22,5	7,6	0,32	8	3,2	22
То же + молибден 1 *мг/л*	14,1	27,0	11,0	0,32	8	3,3	20
То же + медь 2 *мг/л*	8,2	12,2	1,5	0,12	6	1,2	5
То же + медь 1 *мг/л*	8,6	13,9	2,4	0,15	7	1,4	10
То же + медь 0,5 *мг/л*	9,9	15,6	2,2	0,14	6	1,8	8
То же + медь 0,5 *мг/л* + бор 0,5 *мг/л*	13,1	18,1	1,8	0,13	—	—	—
То же + медь 1,0 *мг/л*	13,0	11,6	4,4	0,3	7	—	9

рианте с добавлением 0,7 и 1,5 *мг* бора на 1 *л* раствора она составила соответственно 27 и 28 *см*.

В вариантах с молибденом общий вес растений и отдельных их частей был примерно такой же, как и в контроле, хотя средняя длина главного корня была меньше, чем в контроле. При этом наблюдалось более интенсивное образование и рост корней первого и второго порядка. Если боковых корней первого порядка на 35-й день опыта в среднем на одно растение в контроле было 10, в варианте, где вносили 0,7 *мг/л* раствора бора, 16, в вариантах с марганцем 13, в вариантах 1 и 0,5 *мг/л* раствора меди 10 и 15, то у растений, которые выращивались на питательной смеси Кнопа с добавлением молибдена, количество корней первого порядка на одно растение составило в среднем 21. Медь во всех дозах оказала токсическое действие на молодые растения люпина, особенно на его корневую систему. Лишь в варианте, где концентрация меди составляла 0,1 *мг/л,* вес зеленой массы приближался к весу контрольных растений. Однако и в этом случае действие меди на развитие корневой системы люпина оказалось отрицательным. Например, средняя длина главного корня в этом варианте была в четыре с лишним раза меньше, чем в контроле.

Прибавление к медьсодержащей смеси равного количества бора способствовало лучшему росту зеленой массы люпина, но почти не вызывало положительного влияния на рост его корневой системы. Влияние бора, марганца, молибдена и меди на развитие люпина показано на рис. 31, 32.

Мы проводили также полевые опыты на дерново-подзолистой среднеподзоленной почве, развивающейся на песчанистых супесях, подстилаемых моренным суглинком. Микро- и макроэлементы вносили весной перед посевом с равномерной заделкой их на глубину 18—20 *см* в виде следующих соединений: бор в виде борной кислоты, молибден — молибденовокислого аммония, фосфор — суперфосфата и калий в виде хлористого калия. Внесение удобрений производилось весной перед посевом. В период вегетации над растениями велись фенологические наблюдения. В определенные сроки по вариантам опыта брали пробы для анализа корневой системы. Результаты этих анализов представлены в табл. 34, 35, из которых видно, что и в условиях полевых опытов на супесчаных подзолистых почвах бор эффективно действует на рост и развитие корневой системы желтого люпина. С начала вегетации у растений, произраставших на фоне, где к основным элементам питания дополнительно вносился бор, рост корневой системы происходил более интенсивно. Положительное влияние бора на накопление общей массы сухого вещества корневой системы особенно заметно у желтого люпина. Если, например,

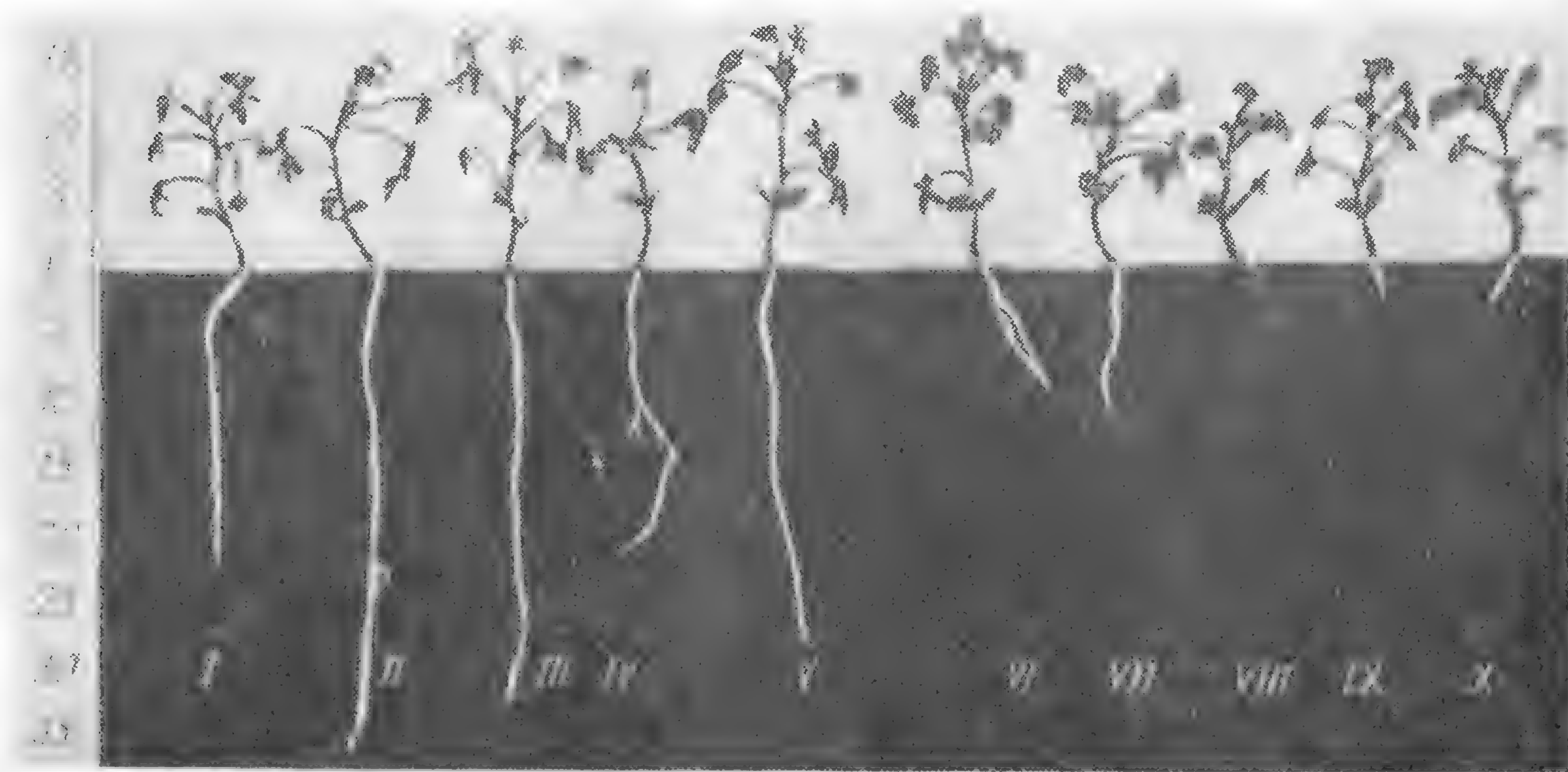


Рис. 31. Растения желтого люпина, выращенные:

I — на питательной смеси Кнопа без микроэлементов; *II* — на смеси Кнопа + бор 5 *мг/л* раствора; *III* — на смеси Кнопа + бор 0,7 *мг/л*; *IV* — на смеси Кнопа + марганец 10 *мг/л*; *V* — на смеси Кнопа + марганец 5 *мг/л*; *VI* — на смеси Кнопа + молибден 2,5 *мг/л*; *VII* — на смеси Кнопа + молибден 1 *мг/л*; *VIII* — на смеси Кнопа + медь 2 *мг/л*; *IX* — на смеси Кнопа + медь 0,5 *мг/л*; *X* — на смеси Кнопа + медь 0,1 *мг/л*

общий вес корневой системы растений в контроле ($P_{60}K_{60}$ *кг/га*) принять за 100%, то у растений, которые произрастали на делянках, где был дополнительно внесен бор в дозе 1 и 3 *кг/га*, он составлял 120—134 и даже 145%. Кроме того, бор вызвал увеличение роста активной части корневой системы люпина.

Наблюдения также показали, что в начале роста и развития желтого люпина, примерно до 30—35-дневного возраста,

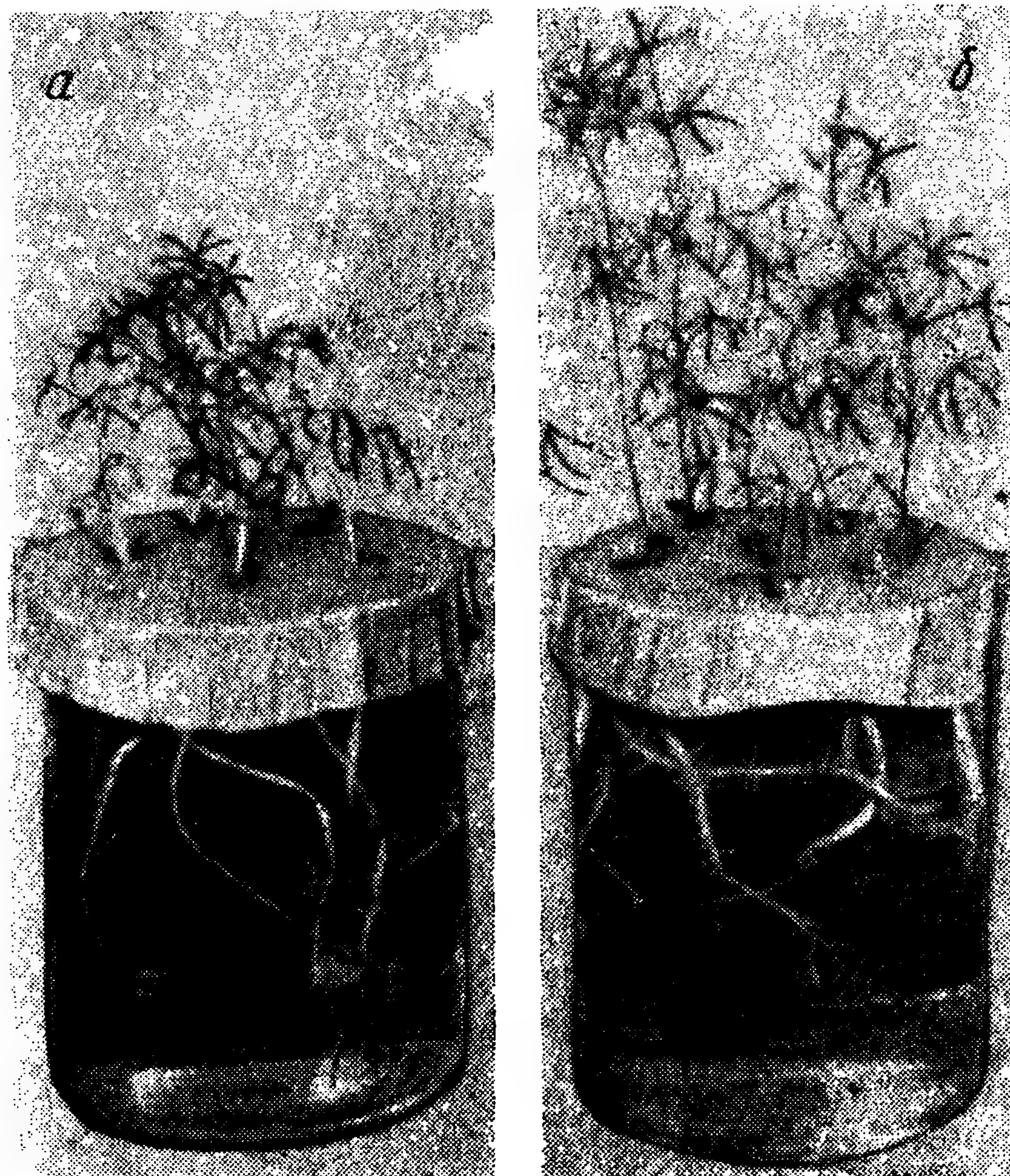


Рис. 32. Влияние бора на рост синего люпина:

а — растения, выращенные на питательной смеси Кнопа: *б* — на смеси Кнопа + 1,5 *мг/л* бора

количество боковых корней как у контрольных растений, так и у растений с применением бора было почти одинаково. Некоторое увеличение общей длины корневой системы у растений, взятых с делянок, где применялся бор, шло в основном за счет главного корня. После 35-дневного возраста у растений, получавших бор, наблюдались более интенсивное образование и рост боковых корней (разных порядков) по сравнению с контролем. До конца вегетации общее количество корней и их длина при внесении бора были значительно больше, чем в контроле. Так, количество боковых корней (первого и второго порядка) на одно растение к началу цветения в контроле составляло 105—106, а у растений, произраставших на делянках

Таблица 34

Влияние бора и молибдена на рост и развитие корневой системы желтого люпина

Дата взятия проб	Число дней от начала всходов	Удобрения, *кг/га*	Сухой вес корневой системы 10 растений, *г*	В % к контролю	Количество боковых корней 1-го и 2-го порядка 10 растений	В % к контролю	Общая длина корневой системы 10 растений, *см*	В % к контролю
23.VI	35	растения выращены на фоне $P_{60}K_{60}$ (контроль)	1,24	100	408	—	876	100
23.VI	35	$P_{60}K_{60}+B_1$	1,58	127,4	410	—	991	113,2
23.VI	35	$P_{60}K_{60}+B_3$	1,58	127,4	404	—	965	110,2
9.VII	51	$P_{60}K_{60}$	—	—	1059	100,0	2326	100,0
9.VII	51	$P_{60}K_{60}+B_1$	—	—	1320	124,6	2630	113,1
9.VII	51	$P_{60}K_{60}+B_3$	—	—	1350	127,5	2613	112,3
16.VII	58	$P_{60}K_{60}$	7,3	100,0	1054	100,0	1865	100,0
16.VII	58	$P_{60}K_{60}+B_1$	11,54	158	1336	126,7	2642	141,6
16.VII	58	$P_{60}K_{60}+B_3$	9,28	126,3	1368	130,0	2530	135,7
16.VII	58	$P_{60}K_{60}+Mo_1$	9,24	126,0	1070	101,6	2616	140,3
3.VIII	76	$P_{60}K_{60}$	10,0	100,0	998	100,0	1592	100,0
3.VIII	76	$P_{60}K_{60}+B_1$	13,38	133,8	—	—	1973	123,9
3.VIII	76	$P_{60}K_{60}+B_2$	14,5	145,0	1130	113,2	2260	142,0
3.VIII	76	$P_{60}K_{60}+B_3$	10,0	100,0	1714	171,5	2424	—
22.VIII	95	$P_{60}K_{60}$	13,2	100,0	708	100,0	2282	100,0
22.VIII	95	$P_{60}K_{60}+B_1$	15,6	118,2	1138	160,7	2634	115,5
22.VIII	95	$P_{60}K_{60}+B_3$	16,2	122,7	1940	274,0	3358	147,1
22.VIII	95	$P_{60}K_{60}+Mo_1$	15,1	114,4	2172	—	—	—

с внесением 1 *кг/га* бора,— 133—134, при внесении 3 *кг/га* бора — 137—138, т. е. на 27 и 30% больше, чем в контроле.

Бор оказал эффективное действие и на общую длину корневой системы люпина. Средняя длина ее одного растения к началу цветения составила в контроле 186,5, у растений, получавших по 1 и 3 *кг/га* бора,— 265 и 253 *см*, т. е. на 41,6 и 35,7% больше. Аналогичное влияние бор оказал и на узколистный люпин.

Таким образом, бор оказывает положительное действие на рост массы корневой системы, вызывает более интенсивное образование и рост боковых корней, значительно увеличивает развитие корневой системы в целом и физиологически активной ее части.

Молибден в условиях полевых опытов оказал меньшее влияние, чем бор. Положительное действие молибдена сказалось на росте и развитии корневой системы у желтого люпина. Причем влияние этого элемента проявляется значительно позже, чем бора. Как и в водных культурах, в полевых усло-

Таблица 35

Влияние бора и молибдена на рост и развитие корневой системы узколистного люпина

Дата взятия проб	Удобрения, *кг*	Сухой вес корневой системы 10 растений, *г*	В % к контролю	Количество боковых корней 10 растений	Общая длина корневой системы 10 растений, *см*	В % к контролю
30.VI	$P_{60}K_{60}$ (контроль)	—	—	442	1110	100,0
30.VI	$P_{60}K_{60}+B_1$	—	—	556	1200	109,0
30.VI	$P_{60}K_{60}+B_3$	—		554	1430	129,0
30.VI	$P_{60}K_{60}+Mo_1$	—	—	366	695	—
12.VII	$P_{60}K_{60}$	4,6	100,0	512	1692	100,0
12.VII	$P_{60}K_{60}+B_1$	5,4	117,4	566	1308	111,0
12.VII	$P_{60}K_{60}+B_3$	6,3	137,0	420	1352	113,4
19.VII	$P_{60}K_{60}$	8,44	100,0	428	921	100,0
19.VII	$P_{60}K_{60}+B_1$	9,70	115,0	394	985	107,1
19.VII	$P_{60}K_{60}+B_3$	9,4	111,4	528	1036	112,5
19.VII	$P_{60}K_{60}+Mo_1$	8,40	100,0	394	486	—
12.VIII	$P_{60}K_{60}$	8,1	100,0	498	1167	100,0
12.VIII	$P_{60}K_{60}+B_1$	14,0	172,0	494	1323	113,7
12.VIII	$P_{60}K_{60}+B_3$	8,8	108,7	470	—	—
12.VIII	$P_{60}K_{60}+Mo_1$	10,4	128,4	388	—	—

ниях молибден вызывает увеличение общего количества и длины боковых корней, и в этом влияние его сходно с бором.

Такие же данные о влиянии бора и молибдена на рост и развитие корневой системы желтого люпина получены в повторных опытах (табл. 36).

Таблица 36

Влияние бора и молибдена на рост корневой системы желтого люпина к началу цветения

Удобрения, *кг*	Среднее количество корней разных порядков на 1 растение	Общая длина корней разных порядков 1 растения, *см*		Вес корневой системы, *ц/га*	
$P_{60}K_{60}$ (контроль)	148,4	282,1	100,0	42	100,0
$P_{60}K_{60}+B_1$	218,9	380,0	134,8	51	121,5
$P_{60}K_{60}+B_3$	183,2	363,0	129,0	71	169,0
$P_{60}K_{60}+Mo_1$	185,2	334,2	118,4	50	120,0
$P_{60}K_{60}+B_1Mo_1$	160,0	342,4	121,2	57	136,0

Бор и молибден оказывают влияние и на урожай надземной массы люпина. Например, у желтого кормового люпина в начале цветения в пересчете на гектар урожай составил: на фоне $P_{60}K_{60}$ *кг/га* (контроль) 488, $P_{60}K_{60}+B_1$ 551, $P_{60}K_{60}+B_3$ 619,5, $P_{60}K_{60}+Mo_1$ 611,4, $P_{60}K_{60}+M_3B_1$ *кг/га* 611,4 *ц*.

Наблюдения показали, что положительное действие бора и молибдена на рост надземной массы люпина особенно за-

метно проявляется в период от всходов до закладки репродуктивных органов.

Влияние бора на рост и развитие люпина в условиях полевых опытов видно на рис. 33.

Бор и молибден влияют и на плодообразование люпина. Учет среднего количества плодов (бобиков) у синего и желтого люпинов перед началом уборки (табл. 37) показал, что внесение 1 *кг/га* бора под посев увеличивало количество бобов у растений желтого люпина на 22 и у растений синего

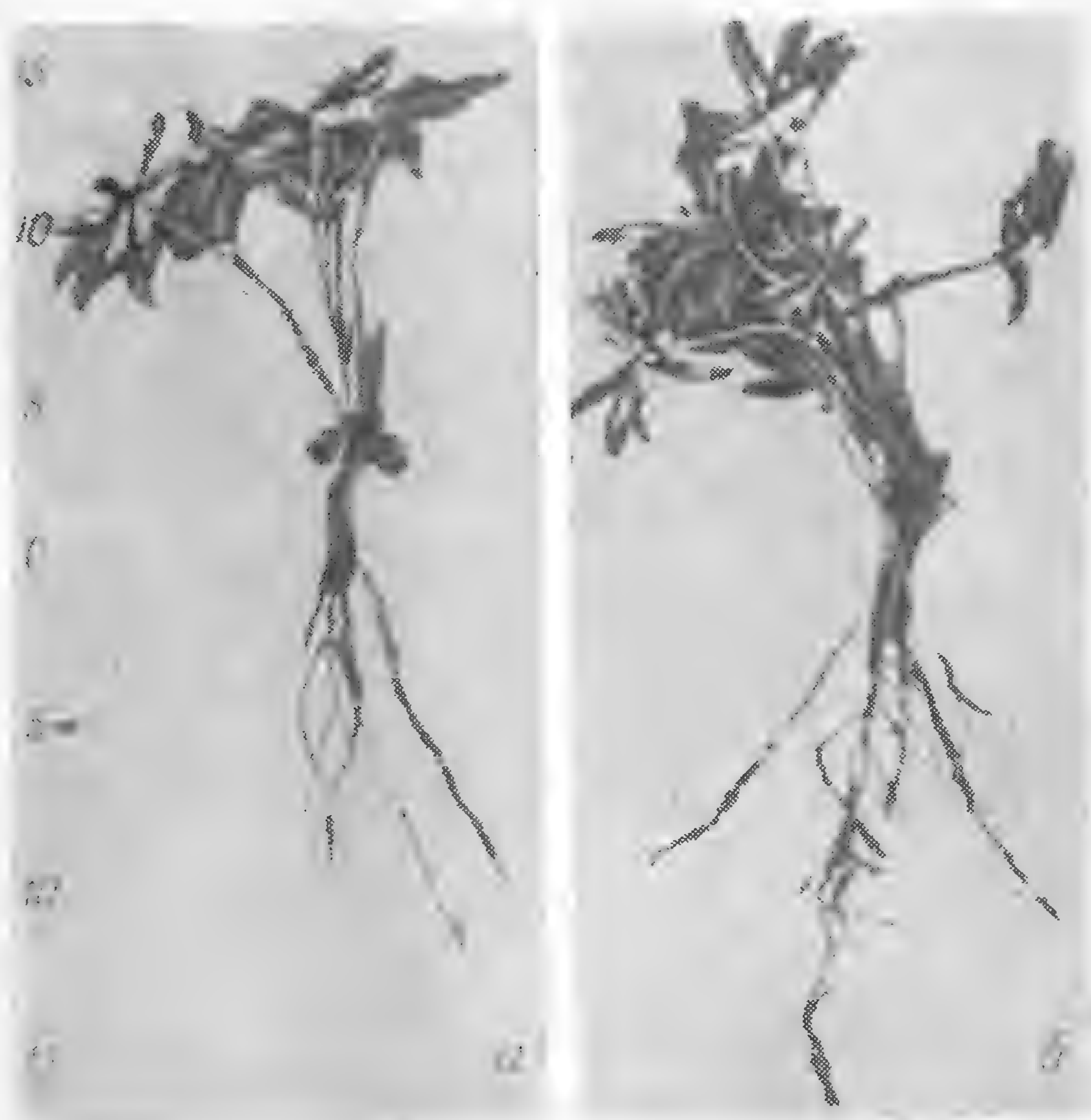


Рис. 33. Люпин желтый в фазе розетки:

а — на фоне $P_{60}K_{60}$ *кг/га*; *б* — на фоне $P_{60}K_{60}$ + бор 1 *кг/га*

Таблица 37

Влияние бора и молибдена на плодоношение люпина

Удобрения, *кг/га*	Люпин узколистный				Люпин желтый, сорт 3	
	сорт 484		сорт 155			
	количество бобов на 100 растений	%	количество бобов на 100 растений	%	количество бобов на 100 растений	%
Без удобрений	423	100	364	100	750	100
$P_{60}K_{60}$	458	108	398	109	780	104
$P_{60}K_{60}$ + B_1	582	138	488	115	950	126
$P_{60}K_{60}$ + B_3	521	123	478	113	900	120
$P_{60}K_{60}$ + Mo_1	470	111,1	—	—	921	123

люпина на 30% по сравнению с количеством бобов у растений, которые выращивались на делянках с внесением только фосфорно-калийных удобрений.

В варианте, где вносили 3 *кг/га* бора, количество бобов у растений узколистного и желтого люпинов увеличивалось соответственно на 15 и 16% по сравнению с контролем. Очевидно, 3 *кг/га* бора уже превышали оптимальную дозу для люпина, что и явилось причиной меньшей эффективности образования плодов.

Положительное действие на развитие и урожай люпина бор оказывает и при внекорневой подкормке. Так, по данным П. А. Майсуряна (1962), при двукратном опрыскивании растений узколистного люпина 0,7%-ным раствором буры в фазе бутонизации и цветения из расчета 500 *л* раствора на 1 *га* урожай семян увеличился на 17—21% и созревание семян ускорилось на 6—12 дней.

Молибден также положительно влияет на плодоношение люпина, хотя по сравнению с бором его действие меньше. Внесение 1 *кг/га* молибдена увеличивало количество бобов у желтого люпина на 19, а у узколистного только на 3—4%.

Учет урожая семян желтого, узколистного и белого люпинов, проведенный в конце вегетации, показал, что бор и молибден положительно действуют на продуктивность семян этих видов люпина. Так, урожай семян узколистного люпина, выращенного на делянках с применением бора в дозе 1 и 3 *кг/га,* был на 20, а урожай семян белого люпина на 16,4% выше, чем в контроле. На делянках, где вносился молибден по 1 *кг/га,* урожай семян узколистного и белого люпинов был соответственно на 16,8 и на 5,4% выше, чем в контроле.

Меньшая прибавка урожая семян наблюдалась у желтого люпина. По сравнению с контролем урожай семян этого вида при внесении бора и молибдена увеличился в среднем на 10%.

На основании экспериментальных данных по изучению состава и динамики алкалоидов в процессе роста и развития люпина, а также данных о влиянии различных экологических факторов на накопление этих веществ можно считать, что содержание и состав алкалоидов в растениях люпина разнородны и зависят от биологических особенностей люпина и условий его произрастания. Содержание алкалоидов у разных видов колеблется от тысячных долей до 3—4% и более. Количество алкалоидов в семенах исследованных форм и сортов узколистного люпина варьировало от 0,05 до 3% и у желтого от следов до 1,2%. Исследование содержания алкалоидов люпина разных лет репродукции и различных почвенно-климатических мест произрастания показало, что содержание их у малоалкалоидных форм может изменяться в 2—3 раза. В годы с сухим, жарким, солнечным вегетационным периодом

происходит более интенсивное образование алкалои[illegible] копление их в растениях, чем в годы с относительно [illegible] количеством осадков и менее теплым вегетацион[illegible] риодом.

Изучение качественного состава алкалоидов мето[illegible] пределительной хроматографии их на бумаге свиде[illegible] о значительно большем количестве их компонент[illegible] этого считалось. У исследованных нами 18 видов люпин[illegible] обнаружено от 1 до 7 алкалоидов. Наиболее широко [illegible] странены в люпине люпанин и спартеин.

Исследование локализации алкалоидов в растени[illegible] пина выявило, что алкалоиды находятся во всех [illegible] частях растения, но распределены они неравномерно [illegible] лее высокое содержание алкалоидов отмечается в [illegible] оно достигает иногда у отдельных видов и сортов 3 [illegible] нимальное количество их находится в корнях.

Содержание алкалоидов в стеблях и листьях [illegible] расположения последних в растении. От основания [illegible] роста стебля увеличивается количество алкалоидов [illegible] трация их в верхних листьях и верхних частях стебл[illegible] значительно выше, чем в нижних, более старых част[illegible] лодых растущих частях растения качественный сост[illegible] лоидов, как правило, более сложный, т. е. состоит из бо[illegible] числа алкалоидов по сравнению со старыми органами [illegible] стями.

Данные количественного содержания алкалоидов [illegible] нах и вегетативных органах люпина свидетельствую[illegible] что определенной связи между содержанием алкалои[illegible] менах и вегетативных органах не наблюдается. В [illegible] белого и желтого люпинов (с момента их появления) [illegible] дит постепенное увеличение количества алкалоидов, [illegible] жающееся до начала цветения растений. По мере [illegible] шего развития растения содержание алкалоидов в [illegible] других вегетативных органах все время уменьшает[illegible] жаясь к концу вегетации в 2—3 раза, а иногда и больше [illegible] стично это можно объяснить передвижением алкалои[illegible] вегетативных органов в репродуктивные. Указанное [illegible] ние можно подтвердить тем, что при уменьшении коли[illegible] алкалоидов в листьях одновременно с наступлением [illegible] происходит накопление алкалоидов в органах плодо[illegible] при удалении у растений цветочных бутонов в начале [illegible] мирования в листьях декапитированных растений содер[illegible] алкалоидов больше, чем в листьях растений с неудал[illegible] соцветиями. Однако количество алкалоидов в репро[illegible] ных органах не может полностью компенсировать их [illegible] шение в вегетативных органах, которое происходит [illegible] лением репродуктивной фазы развития растения. [illegible]

...редвижения, уменьшение их в последних с наступле-
...продуктивной фазы развития может происходить так-
...ние их превращения.
...процентного и абсолютного количества алкало-
...ношения между их компонентами в процессе роста
...растений люпина, а также сложный качественный
и максимальная концентрация их в молодых, расту-
...растения свидетельствуют о том, что алкалоиды
...конечным продуктом обмена, а принимают уча-
...процессах метаболизма.
...поставления данных распределения и динамики алка-
...и белковых веществ в растениях люпина можно сде-
...о том, что существует связь между накоплением
...и белковых веществ. Кроме того, имеется опреде-
...закономерность в распределении алкалоидов и белко-
...в отдельных органах и частях растения и в ди-
...накопления алкалоидов в процессе роста и развития
...также в параллельном влиянии некоторых экологи-
...факторов на образование алкалоидов и белковых ве-
...алкалоидов больше в тех органах и частях растения,
...больше белковых веществ. В процессе онтогенети-
...развития люпина и под влиянием климатических и ме-
...ических факторов происходит коррелятивное измене-
...лоидов и белковых веществ.
...показали также, что процессы синтеза и распада
...находятся в большей зависимости от других фак-
...при определенных условиях развития синтез алкалои-
... может подавляться вплоть до исчезновения
..., а синтез и накопление белковых веществ могут
...ться.
...макро- и микроэлементы минерального питания
...значение для процесса образования и накоп-
...алкалоидов и белковых веществ. Различные элементы,
... и дозы по-разному влияют на синтез и накопле-
...лоидов в люпине. Азот и фосфор в небольших дозах
... не влияют на накопление алкалоидов. Односторон-
...несение этих элементов свыше 30 *кг/га* азота и P_2O_5
... синтез и накопление алкалоидов в люпине.
... отрицательно действует на образование алкалои-
...накопление их в растении. При совместном вне-
...фосфора и калия количество алкалоидов уменьшается
...м дозы калия. Минимальное количество алкалои-
...тениях люпина накапливается при равномерном рас-
... этих элементов в почве.
...таты лабораторных и полевых опытов по введению
...питательную среду люпина показали, что бор усили-
... корневой системы и надземной массы, положи-

происходит более интенсивное образование алкалоидов и накопление их в растениях, чем в годы с относительно большим количеством осадков и менее теплым вегетационным периодом.

Изучение качественного состава алкалоидов методом распределительной хроматографии их на бумаге свидетельствует о значительно большем количестве их компонентов, чем до этого считалось. У исследованных нами 18 видов люпина было обнаружено от 1 до 7 алкалоидов. Наиболее широко распространены в люпине люпанин и спартеин.

Исследование локализации алкалоидов в растениях люпина выявило, что алкалоиды находятся во всех органах и частях растения, но распределены они неравномерно. Наиболее высокое содержание алкалоидов отмечается в семенах, оно достигает иногда у отдельных видов и сортов 3—4%. Минимальное количество их находится в корнях.

Содержание алкалоидов в стеблях и листьях зависит от расположения последних в растении. От основания к точке роста стебля увеличивается количество алкалоидов. Концентрация их в верхних листьях и верхних частях стебля также значительно выше, чем в нижних, более старых частях. В молодых растущих частях растения качественный состав алкалоидов, как правило, более сложный, т. е. состоит из большего числа алкалоидов по сравнению со старыми органами и частями.

Данные количественного содержания алкалоидов в семенах и вегетативных органах люпина свидетельствуют о том, что определенной связи между содержанием алкалоидов в семенах и вегетативных органах не наблюдается. В листьях белого и желтого люпинов (с момента их появления) происходит постепенное увеличение количества алкалоидов, продолжающееся до начала цветения растений. По мере дальнейшего развития растения содержание алкалоидов в листьях и других вегетативных органах все время уменьшается, снижаясь к концу вегетации в 2—3 раза, а иногда и больше. Частично это можно объяснить передвижением алкалоидов из вегетативных органов в репродуктивные. Указанное заключение можно подтвердить тем, что при уменьшении количества алкалоидов в листьях одновременно с наступлением цветения происходит накопление алкалоидов в органах плодоношения; при удалении у растений цветочных бутонов в начале их формирования в листьях декапитированных растений содержание алкалоидов больше, чем в листьях растений с неудаленными соцветиями. Однако количество алкалоидов в репродуктивных органах не может полностью компенсировать их уменьшение в вегетативных органах, которое происходит с наступлением репродуктивной фазы развития растения. Поэтому,

кроме передвижения, уменьшение их в последних с наступлением репродуктивной фазы развития может происходить также вследствие их превращения.

Изменение процентного и абсолютного количества алкалоидов и соотношения между их компонентами в процессе роста и развития растений люпина, а также сложный качественный состав и максимальная концентрация их в молодых, растущих частях растения свидетельствуют о том, что алкалоиды не являются конечным продуктом обмена, а принимают участие в процессах метаболизма.

Из сопоставления данных распределения и динамики алкалоидов и белковых веществ в растениях люпина можно сделать вывод о том, что существует связь между накоплением алкалоидов и белковых веществ. Кроме того, имеется определенная закономерность в распределении алкалоидов и белковых веществ в отдельных органах и частях растения и в динамике накопления алкалоидов в процессе роста и развития люпина, а также в параллельном влиянии некоторых экологических факторов на образование алкалоидов и белковых веществ. Алкалоидов больше в тех органах и частях растения, в которых больше белковых веществ. В процессе онтогенетического развития люпина и под влиянием климатических и метеорологических факторов происходит коррелятивное изменение алкалоидов и белковых веществ.

Опыты показали также, что процессы синтеза и распада алкалоидов находятся в большей зависимости от других факторов и при определенных условиях развития синтез алкалоидов в люпине может подавляться вплоть до исчезновения алкалоидов, а синтез и накопление белковых веществ могут увеличиваться.

Различные макро- и микроэлементы минерального питания имеют большое значение для процесса образования и накопления алкалоидов и белковых веществ. Различные элементы, их сочетания и дозы по-разному влияют на синтез и накопление алкалоидов в люпине. Азот и фосфор в небольших дозах заметно не влияют на накопление алкалоидов. Одностороннее же внесение этих элементов свыше 30 *кг/га* азота и P_2O_5 усиливает синтез и накопление алкалоидов в люпине.

Калий отрицательно действует на образование алкалоидов, снижая накопление их в растении. При совместном внесении фосфора и калия количество алкалоидов уменьшается с увеличением дозы калия. Минимальное количество алкалоидов в растениях люпина накапливается при равномерном распределении этих элементов в почве.

Результаты лабораторных и полевых опытов по введению бора в питательную среду люпина показали, что бор усиливает рост корневой системы и надземной массы, положи-

тельно влияет на развитие репродуктивных органов, семенную продуктивность и урожай вегетативной массы. Бор также благотворно влияет на накопление белковых веществ, повышая их содержание и снижая количество алкалоидов. Под влиянием бора увеличивается поступление калия в растения люпина. При этом бор способствует оздоровлению и повышению устойчивости люпина к фузариозу и другим болезням.

Молибден на накопление алкалоидов и белковых веществ в люпине оказывает сходное действие с бором. Внесение молибдена под посев люпина на супесчаных подзолистых почвах снижает содержание алкалоидов, увеличивает накопление надземной массы, положительно влияет на рост корневой системы люпина, повышает содержание в нем белковых веществ.

Таким образом, бор и молибден при внесении их под посев люпина являются не только катализаторами, ускоряющими физиологические и биохимические процессы и способствующими повышению урожая люпина, но и изменяют направленность этих процессов.

Марганец и медь в небольших дозах не оказывают заметного действия на азотистый обмен в люпине в условиях полевых опытов на супесчаной подзолистой почве. 10 *кг/га* марганца увеличивают содержание алкалоидов в люпине. В условиях водных культур медь в концентрациях 0,1—0,2 *мг* на 1 *л* питательного раствора отрицательно действовала на рост корневой системы люпина.

Полученные данные по изучению действия минеральных удобрений на накопление алкалоидов и белковых веществ в люпине имеют большое значение для повышения продуктивности и качественного улучшения этой культуры.

О ПУТЯХ БИОСИНТЕЗА АЛКАЛОИДОВ ЛЮПИНА

СВЯЗЬ ОБРАЗОВАНИЯ АЛКАЛОИДОВ В РАСТЕНИЯХ С ОБМЕНОМ АМИНОКИСЛОТ

Вопрос о механизме биологического синтеза алкалоидов давно привлекает внимание исследователей. Лечебные, тонизирующие и токсические свойства многих алкалоидов, как и распространение их в растениях, установлены относительно давно. Однако до настоящего времени нет единой теории о происхождении этих веществ в растениях и их роль в обмене веществ растений до сих пор недостаточно ясна.

Решение этой проблемы осложняется большим разнообразием алкалоидов. Часто они резко отличаются друг от друга по строению, физическим и химическим свойствам, качественному составу, содержанию и локализации в растениях. Между растениями разных систематических групп имеются существенные различия и в динамике алкалоидов в процессе роста и развития растений. Невозможность осуществления синтеза алкалоидов *in vitro* в условиях, идентичных условиям живой растительной клетки, и ограниченность методов изучения механизма биосинтеза алкалоидов *in vivo* затрудняют познание этого вопроса. В настоящее время наиболее распространенным мнением о происхождении большинства алкалоидов является аминокислотная гипотеза. Триер еще в 1912 г. высказал предположение, что никотин может быть образован из пролина и никотиновой кислоты и пиперидиновый цикл может быть получен из лизина. Он при этом считал, что поскольку аминокислоты имеются во всех растениях, то и простые алкалоиды могут быть широко распространены в них. Поэтому не удивительно, если одни и те же (даже сложные) алкалоиды будут обнаружены в разных видах растений. Высказывания Триера подтверждаются другими исследователями. Сейчас известно немало фактов нахождения одних и тех же алкалоидов в отдаленных в систематическом отношении видах растений, а алкалоидов и алкалоидобразующих растений с каждым годом обнаруживается все больше и больше.

Робинсон (1917), Шёпф (1940), Шмук (1940), К. Мотес (1959) и другие весьма обстоятельно обосновали гипотезу об образовании алкалоидов из аминокислот, показав схемы возможного химизма реакций при биосинтезе алкалоидов из отдельных аминокислот. При этом представление о синтезе алкалоидов из аминокислот или продуктов их превращения до недавнего времени было основано не на прямых наблюдениях превращения аминокислот в алкалоиды, а на сопоставлении строения аминокислот и алкалоидов. Подобное сопоставление указывает на то, что во многих алкалоидах, в том числе и в алкалоидах люпина, имеются такие же атомные группировки, как и в аминокислотах. Например, по мнению Робинсона и Шёпфа, образование многих алкалоидов, содержащих пирролидиновое и пиридиновое кольца, можно представить как результат превращения таких аминокислот, как лизин и орнитин. Первым этапом на пути образования алкалоидов из этих аминокислот, согласно Робинсону и Шёпфу, являются декарбоксилирование и дезаминирование их с образованием аминоальдегидов и последующая конденсация аминоальдегидов, приводящая через ряд промежуточных продуктов к образованию алкалоидов.

Хотя мы пока далеки от полного знания механизма образования алкалоидов в растительной клетке, экспериментальные данные, полученные путем применения меченых аминокислот и других веществ с радиоактивными и стабильными изотопными атомами, говорят о больших успехах в изучении происхождения алкалоидов в растениях.

Результаты исследования многих авторов показывают, что в биосинтезе отдельных алкалоидов и даже частей молекулы алкалоида принимают участие различные аминокислоты и другие метаболиты. Так, установлено, что орнитин является предшественником пирролидинового кольца основного алкалоида табака — никотина, а источником метильной группы его, как и многих других метилсодержащих алкалоидов, могут быть муравьиная кислота, формальдегид, метионин, серин, глютаминовая кислота, глицин и другие вещества. В то же время орнитин не участвует в образовании пиридинового кольца никотина.

Согласно гипотезе Робинсона и Шёпфа, первым этапом синтеза алкалоидов люпина из лизина должны быть декарбоксилирование и дезаминирование последнего с образованием δ-аминовалерианового (I) и глютарового (II) альдегидов. Дальнейшая альдольная конденсация расщепленного с одной стороны до δ-аминовалерианового альдегида и с обоих концов до глютарового диальдегида лизина должна привести к образованию промежуточных продуктов, восстановление которых в конечном итоге может привести к образованию

$-NH_3$, $-CO_2$ → I

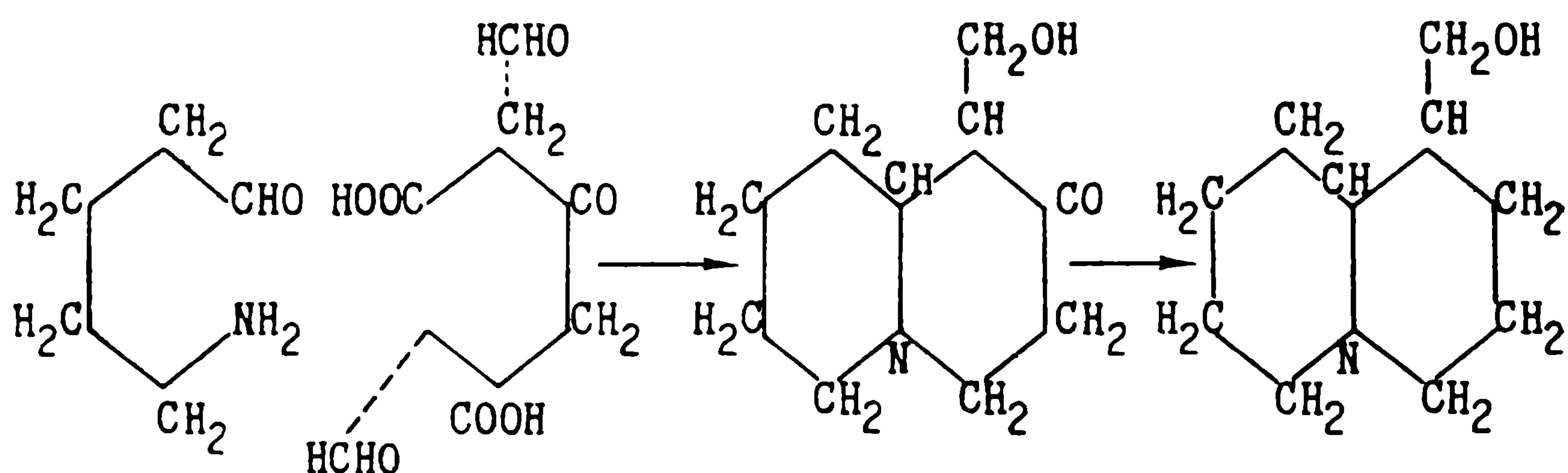
$-2NH_3$, $-CO_2$ → II

$-H_2O$

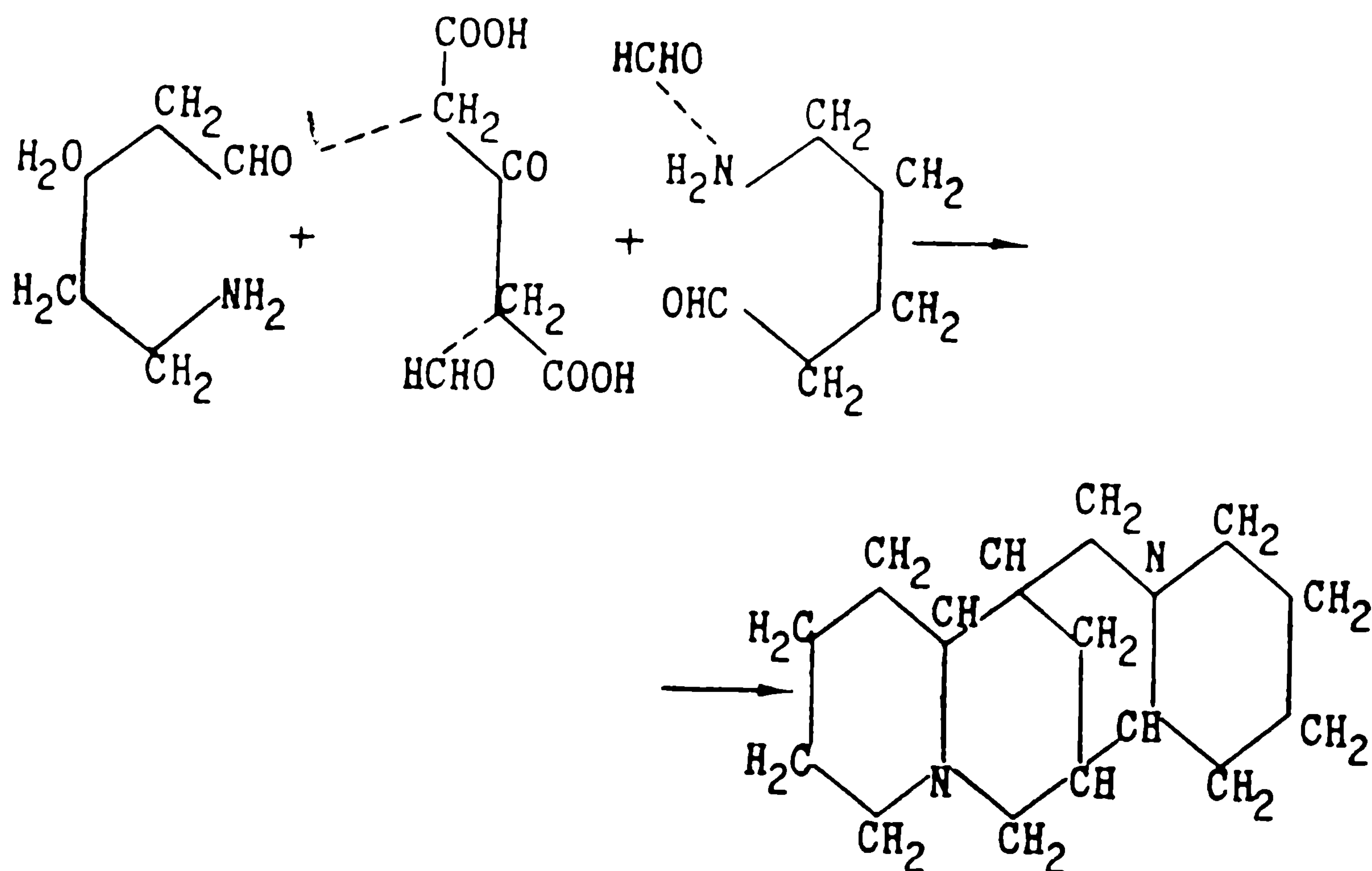
III

IV

люпинина (III). Конденсация же одной молекулы глютарового диальдегида с двумя молекулами промежуточного продукта превращения δ-аминовалерианового альдегида ведет к образованию молекулы алкалоидов более сложной структуры (спартеина IV, люпанина и др.). Химизм образования люпинина и спартеина из лизина, по Шёпфу, может быть изображен в виде схемы (см. схему на стр. 107). По Робинсону, возможен другой путь образования люпиновых алкалоидов из δ-аминовалерианового альдегида, образованного из лизина, ацетондикарбоновой кислоты и формальдегида. Конденсация δ-аминовалерианового альдегида с ацетондикарбоновой кислотой может дать продукт, восстановление которого ведет к образованию люпинина:

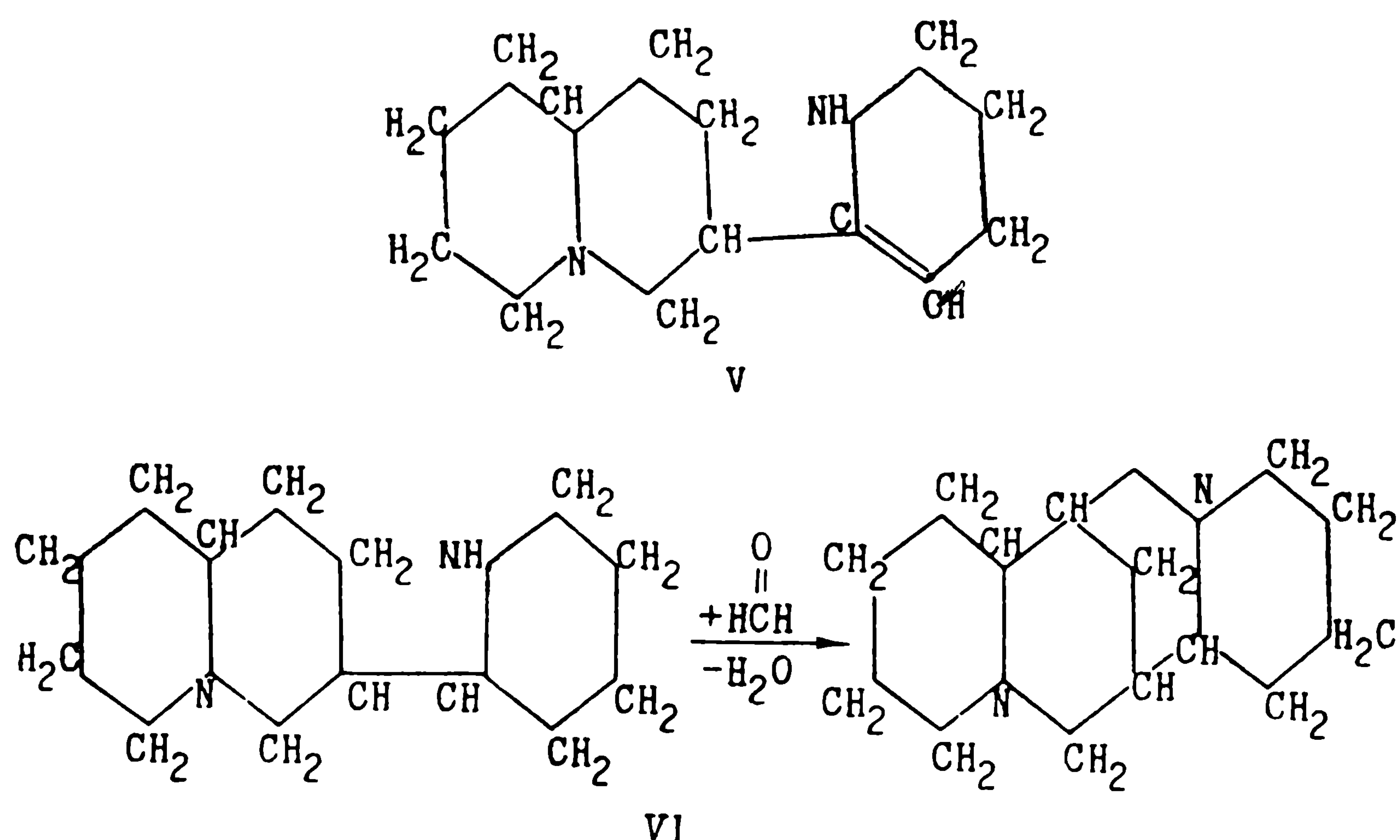


Конденсация двух молекул δ-аминовалерианового альдегида с одной молекулой ацетондикарбоновой кислоты может привести к образованию алкалоидов спартеиновой структуры



Некоторые исследователи допускают, что промежуточным продуктом на пути синтеза алкалоидов спартеиновой струк-

гуры являются алкалоиды типа пиптантина (V) и пиптамина (VI), имеющие близкое со спартеином строение. Эти алкалоиды найдены в свободном состоянии у некоторых представителей семейства бобовых вместе со спартеином. Переход от основания, имеющего структуру пиптамина к спартеину, как показали исследования Б. Дискиной (1950), происходит легко при конденсации с формальдегидом в физиологических условиях:



Правильно ли отражают приведенные схемы синтеза люпиновых алкалоидов пути образования их в растениях, пока сказать трудно. Полученные советскими и зарубежными исследователями экспериментальные данные свидетельствуют лишь о связи между образованием алкалоидов в растениях люпина и метаболизмом некоторых аминокислот.

Так, определение свободного аргинина в семенах алкалоидных и безалкалоидных форм узколистного и белого люпинов, сделанное Пшибыльской (1959), показало, что в семенах алкалоидных форм этих видов люпина свободного аргинина меньше, чем у безалкалоидных форм. Очевидно, меньшее количество свободного аргинина у высокоалкалоидных форм люпина по сравнению с безалкалоидными связано с трансформацией этой аминокислоты в процессе биосинтеза алкалоидов.

Для выяснения зависимости между накоплением отдельных аминокислот в люпине и его алкалоидностью нами совместно с Г И. Спиридоновой (1960) изучались состав и содержание свободных аминокислот в алкалоидном и безалкалоидном люпинах. При определении некоторых свободных аминокислот в семенах алкалоидных узколистного и белого

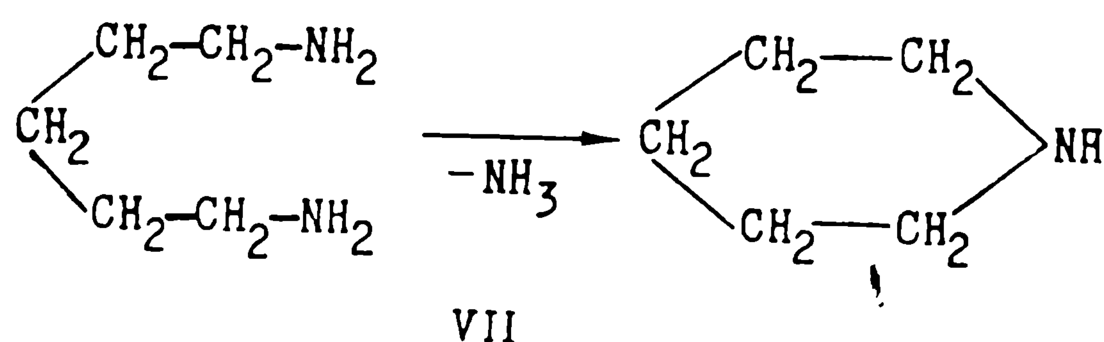
люпинов установлено большее количество свободного аргинина и лизина, чем в семенах безалкалоидных форм. Кроме того, между изменением алкалоидности люпина и содержанием в нем некоторых аминокислот в процессе вегетации также имеется связь. Количество свободного аргинина и глютаминовой кислоты у высокоалкалоидного сорта узколистного люпина на всем протяжении онтогенетического развития было меньше, чем у безалкалоидного люпина. Например, у безалкалоидного сорта узколистного люпина в 1 *г* вещества аминного азота аргинина было: в семенах 35, в первой паре листьев 226, в пятой паре листьев в фазе стеблевания 54, в фазе цветения 25 и глютаминовой кислоты в эти фазы развития 92, 193, 78 и 84 γ. А у высокоалкалоидного сорта оно составило соответственно для аргинина 11, 195, 38, 20 γ и для глютаминовой кислоты 70, 135, 69 и 44 γ. Таким образом, аргинин, лизин и глютаминовая кислота могут быть предшественниками алкалоидов в люпине и меньшее содержание этих аминокислот у высокоалкалоидных форм по сравнению с безалкалоидными, по-видимому, объясняется превращением данных аминокислот с образованием алкалоидов. Связь между накоплением отдельных аминокислот и алкалоидов наблюдается и у других алкалоидобразующих растений. Так, Джованацци (1959) определял содержание аминокислот в растениях табака, содержащих и не содержащих никотин. Исследования показали, что у безникотиновых растений аминокислот больше, чем у никотинсодержащих. Как сообщает автор, при отсутствии никотина в растениях повышалось содержание орнитина, триптофана и лизина.

Для выяснения значения отдельных аминокислот и других веществ в синтезе алкалоидов в люпине Новацкий (1958) вводил в растения аспарагиновую кислоту, глицин, лимонную, щавелевую, винную, аскорбиновую, никотиновую кислоты, никотин, а также глюкозу, сахарозу, фруктозу, арабинозу, ксилозу. Как отмечает автор, только пентозы, да и то незначительно, оказали положительное влияние на накопление алкалоидов в растениях люпина. Автор делает заключение, что перечисленные вещества не участвуют в образовании алкалоидов в люпине.

Для изучения биосинтеза алкалоидов желтого люпина (люпинина и спартеина) Шютте и Новацкий (1959, 1960) провели опыты с радиоактивно мечеными 1,5C^{14} кадаверином (VII) и 2C^{14} лизином. Последние добавлялись в раствор, на котором выращивались в течение двух дней растения желтого люпина. Выделенные алкалоиды в обоих случаях были радиоактивны, причем большая радиоактивность наблюдалась в опыте с кадаверином. Дальнейшие исследования радиоактивного люпинина, как указывает Шютте, показали, что при

подкормке растений кадаверином около $^1/_4$ всей активности люпинина обнаружено в углероде при спиртовой группе алкалоида.

Сходство химического строения кадаверина, являющегося ферментативно декарбоксилированным продуктом лизина, со строением пиперидинового цикла, лежащего в основе люпинина и других алкалоидов люпина, дает возможность представить его предшественником люпиновых алкалоидов. Преобразование кадаверина в пиперидиновый цикл алкалоидов люпина можно объяснить путем частичного его дезаминирования:



Однако обоснование образования пиперидинового цикла из кадаверина затруднено тем, что кадаверин пока не найден в люпине, как и вообще у высших растений. Можно лишь допустить, что он в цепи биохимических реакций, протекающих в растении, очень быстро претерпевает трансформацию, что и препятствует обнаружению его в свободном состоянии.

Мы совместно с К. И. Забеньковой (1963) также провели опыты по выявлению предшественников люпиновых алкалоидов путем включения в них меченых аминокислот и некоторых других веществ. Растения желтого, белого и узколистного люпинов предварительно выращивались в поле, затем перед началом бутонизации их срезали и помещали в сосуды с питательной смесью Кнопа с добавлением 250 *мккюри* на сосуд раствора радиоактивных веществ. Через определенные промежутки времени растения убирали, высушивали и извлекали алкалоиды эфирохлороформной смесью в присутствии щелочи. Далее содержимое переводили в 1%-ный раствор соляной кислоты, из которого алкалоиды снова извлекали эфирохлороформной смесью. Из смеси содержимое повторно переводили в 1%-ный раствор соляной кислоты. Алкалоиды осаждали 10%-ным раствором кремневольфрамовой кислоты. После высушивания определяли радиоактивность алкалоидов и тканей. В табл. 38 приведены данные об удельной радиоактивности тканей и кремневольфрамата алкалоидов желтого люпина при культивировании его на питательной смеси с различными радиоактивными аминокислотами и глюкозой.

Из таблицы видно, что наибольшая радиоактивность и скорость включения аминокислот в алкалоиды была в опыте

Таблица 38

Удельная радиоактивность тканей и кремневольфрамата алкалоидов желтого люпина при культивировании его на разных радиоактивных веществах (через 120 *час*)

Вещество	Радиоактивность, *имп/мин*			
			кремневольфрамата алкалоидов	
	листья	стебли	листья	стебли
Глицин $2C^{14}$	203	3446	18	67,7
Лизин $1C^{14}$	451	1935	4	43
Тирозин $1C^{14}$	2291	2827	12	48,5
Равномерно меченая C^{14} глюкоза	1366	2702	13,6	63

с применением глицина ($2C^{14}$). Меньшей радиоактивностью обладали алкалоиды в опыте с применением тирозина $1C^{14}$ и еще меньшей в опыте с лизином ($1C^{14}$).

В биосинтез алкалоидов люпина легко включаются и такие не специфические для них предшественники, как глюкоза. Равномерно меченая C^{14} глюкоза в растении люпина быстро превращается в какие-то другие, активно участвующие в обмене метаболиты — предшественники люпиновых алкалоидов, принимающие непосредственное участие в их биосинтезе.

Аналогичные данные получены нами и в опыте с белым люпином (табл. 39, 40). Наибольшей удельной радиоактивностью обладали алкалоиды белого люпина в опыте с применением глицина ($2C^{14}$). Меньшая радиоактивность у этого вида

Таблица 39

Удельная радиоактивность алкалоидов белого люпина при введении различных радиоактивных веществ

Вещество	Радиоактивность, *имп/мин*											
	через 48 *час*				через 96 *час*				через 120 *час*			
	тканей		кремневольфрамата алкалоидов				кремневольфрамата алкалоидов		ткан		кремневольфрамата алкалоидов	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
Лизин $1C^{14}$	866	986	2,3	8,2	687	885	4,2	—	—	929	—	—
Глицин $2C^{14}$	244	1386	9,2	25	244	1716	30	50	312	1674	33,3	66,4
Тирозин $1C^{14}$	815	1247	11,7	16,2	1022	1324	—	16,2	1017	1262	12	21,7

люпина была в опыте с тирозином ($1C^{14}$) и еще меньшая в опыте с лизином ($1C^{14}$). Так же как и у желтого люпина, сравнительно высокая радиоактивность алкалоидов белого люпина наблюдалась при добавлении к питательной смеси равномерно меченой C^{14} глюкозы.

Таким образом, в процессе биосинтеза алкалоидов в растениях люпина участвуют различные вещества, способные к превращению в растении и включению в биохимические процессы.

Таблица 40

Удельная радиоактивность алкалоидов листьев белого люпина при культивировании их на различных радиоактивных веществах (через 144 *час*)

Вещество	Радиоактивность, *имп/мин*	
	тканей	кремневольфрамата алкалоидов
Лизин $1C^{14}$	3843	205
Глицин $2C^{14}$	3062	751
Тирозин $1C^{14}$	3998	214
Равномерно меченая C^{14} глюкоза	3182	453

Опыты с применением меченого глицина указывают на то, что исходными веществами при биосинтезе люпиновых алкалоидов могут быть простые соединения, содержащие два углеродных атома, но вместе с тем являющиеся активными, легко вовлекаемыми в процессы обмена метаболитами.

С помощью C^{14} мы проводили опыты по выяснению динамики биосинтеза алкалоидов в узколистном люпине. Растения предварительно выращивались в поле. Перед началом бутонизации их срезали и ставили в стеклянных сосудах с водой в камеру с радиоактивной углекислотой. Через 2 *час* сосуды с растениями из камеры выставляли в вегетационный домик и через различные промежутки времени определяли радиоактивность алкалоидов (табл. 41). Результаты показали, что максимальная радиоактивность наблюдалась через трое суток после введения $C^{14}O_2$. В дальнейшем она постепенно уменьшалась, особенно в стеблях, что, повидимому, связано с превращением алкалоидов в другие вещества неалкалоидной природы.

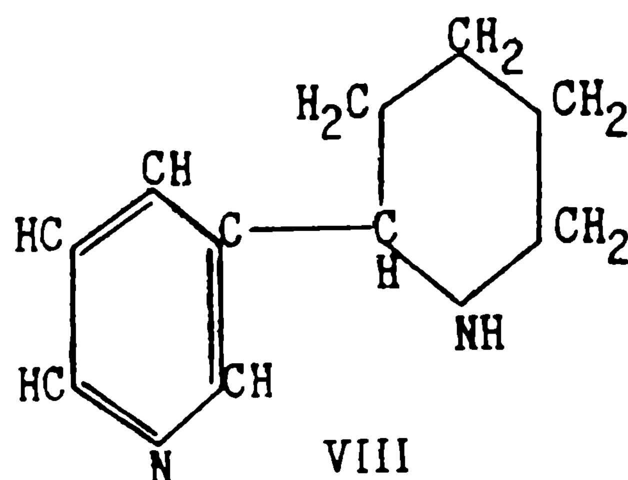
Таблица 41

Удельная радиоактивность алкалоидов узколистного люпина при введении $C^{14}O_2$ через различное время

Время от начала введения $C^{14}O_2$ до анализа растений, *час*	Радиоактивность, *имп/мин*			
			кремневольфрамата алкалоидов	
	листья	стебли	листья	стебли
24	8666	12505	591	1681
72	11781	14848	1159	1978
120	8908	12426	—	1425
144	8069	9016	1107	1128
168	6481	8225	1075	1198

Рассматривая связь биосинтеза алкалоидов люпина с метаболизмом лизина, следует отметить роль лизина в биосинтезе анабазина (VIII), одной из составных частей молекулы

которого, как и в алкалоидах люпина, является пиперидиновый цикл, а второй — пиридиновое кольцо

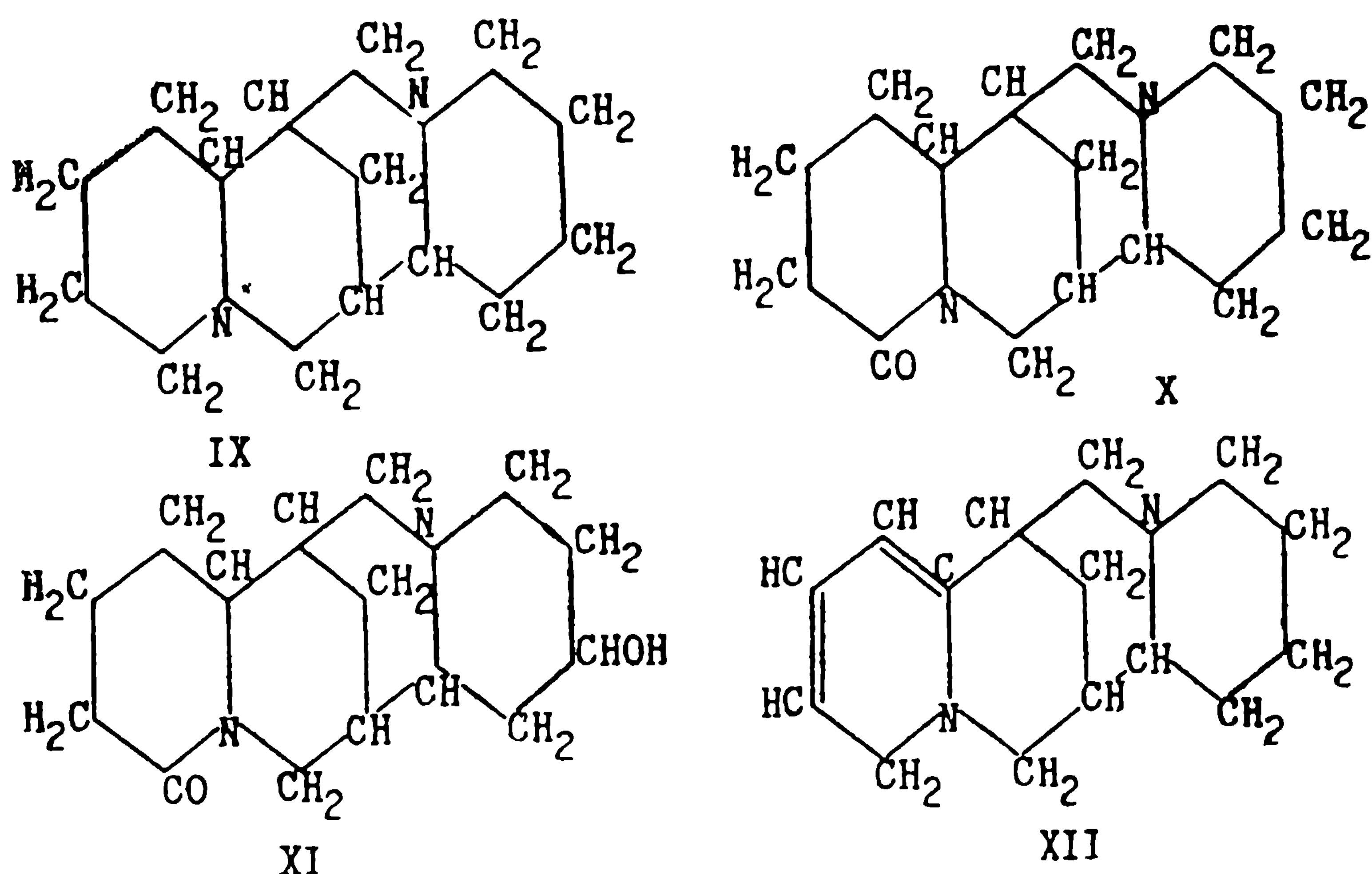


Так, Лит (1956) изучал превращение лизина в накапливающем никотин табаке (*N. tabacum*) и анабазин в табаке (*N. glauca*). Автор обнаружил, что никотин, выделенный из растений табака после подкормки их $2C^{14}$ лизином, был нерадиоактивным, а анабазин обладал значительной радиоактивностью, обусловленной включением в него лизина $2C^{14}$. Дальнейший анализ, как указывает Лит, показал, что вся радиоактивность анабазина была локализирована в углеродном атоме пиперидинового кольца анабазина, присоединенного к его пиридиновому циклу. Следовательно, лизин может быть одним из предшественников как люпиновых алкалоидов, так и источником фитохимического синтеза пиперидинового кольца и других алкалоидов, в состав которых входит этот цикл. В то же время лизин не включается ни в пиридиновый, ни в пирролидиновый циклы никотина в процессе биосинтеза его в растениях табака.

В последнее время появилось много данных о взаимопревращении люпиновых алкалоидов — спартеина, люпанина, гидроксилюпанина в растениях люпина. Биогенетическая близость спартеина (IX), люпанина (X), гидроксилюпанина (XI) и анагирина (XII) очевидна из их структурных формул.

Сходство структурных формул этих алкалоидов люпина дает основание предполагать об их способности к взаимной трансформации в растении. Взаимопревращение их *in vitro* было доказано давно, но факт превращения некоторых из них в живом растении установлен недавно. Новацкий (1958), изучая изменение люпанина и спартеина при введении их в растения люпина, показал, что уже через несколько дней количество спартеина уменьшается, а люпанина увеличивается. Автор при этом указывает, что скорость уменьшения введенного в растение спартеина для разных видов люпина неодинакова. Наиболее быстро количество спартеина уменьшается, по его наблюдениям, в растениях узколистного люпина, затем белого, изменчивого и наиболее медленно в растениях желтого люпина.

Для выяснения вопроса, присуще ли такое превращение только растениям люпина или оно свойственно и другим растениям, Новацкий провел наблюдения за изменением спартеина, введенного в растения клевера, донника, конских бобов, томата и кукурузы. Автор отмечает, что сравнительно быстрое уменьшение спартеина происходит лишь в растениях томата. В остальных видах спартеин в течение опыта не изменяется.



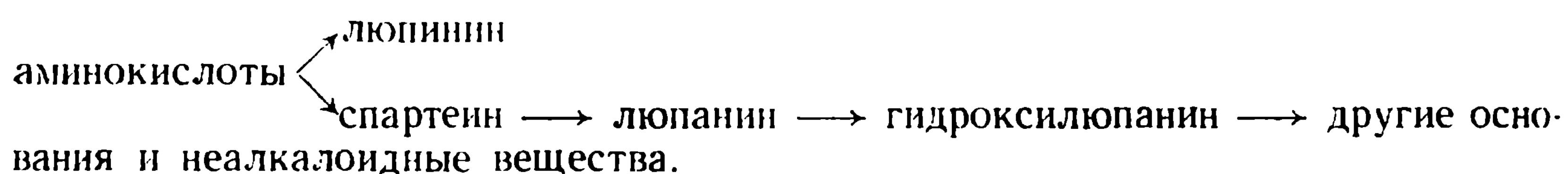
Люпанин и гидроксилюпанин, по данным Новацкого, труднее подвергаются изменению, чем спартеин. Найдено, однако, что люпанин, если он вместе с пиридином, переходит в гидроксилюпанин и в неидентифицированное основание с *Rf*, близким *Rf* спартеина.

Аналогичные данные о трансформации алкалоидов люпина получили также Бирецкая, Сибила и Нальборчик (1959). Эти авторы вводили в растения белого люпина спартеин в виде его сульфата и затем наблюдали за его изменением. В растениях белого люпина после введения спартеина происходят увеличение люпанина и уменьшение спартеина. Помимо перехода спартеина в люпанин, происходит превращение первого в какие-то неалкалоидные соединения. Причем процесс такого превращения наблюдается в листьях и стеблях.

Бирецкая, Рыбицкая и Шиманская (1960) изучали пути превращения люпанина и гидроксилюпанина при введении их в целые и лишенные корневой системы растения алкалоидного и безалкалоидного белого люпинов. Авторы указывают, что при введении люпанина наблюдалось увеличение гидроксилюпанина и, кроме того, образовывался и накапливался еще

один какой-то неидентифицированный алкалоид, названный ими алкалоид III. О переходе люпанина в гидроксилюпанин сообщают также Бирецкая и Сибила (1960). Введенный ими в стебель растения белого люпина равномерно меченый люпанин C^{14} очень быстро поступал в листья, в то время как в корнях его было очень мало. Начиная с третьего дня радиоактивность и количество люпанина снижались, а количество гидроксилюпанина и других алкалоидов возрастало. В дальнейшем, по наблюдениям этих авторов, основная доля радиоактивности обнаруживалась уже не в алкалоидах, а в других веществах нейтрального и основного характера. Выделенный из растения спартеин ни в одном случае не был радиоактивен. По данным Бирецкой и Сибилы, люпанин в растениях люпина может превращаться не только в другие алкалоиды, за исключением спартеина, но и в иные вещества неалкалоидного характера, хотя значительно медленнее, чем другие метаболиты. Трансформация спартеина в другие алкалоиды отмечена и у некоторых других растений. Так, по данным Жамине (1954), содержащийся в семенах дрока (*Sarathamnus scoparius*) спартеин постепенно исчезает при их созревании с образованием двух алкалоидов, идентифицированных как люпанин и оксилюпанин. Автор предполагает, что спартеин у этого растения служит субстратом для ферментов типа оксидаз, которые постепенно превращают спартеин в люпанин и оксилюпанин.

Таким образом, на основании полученных экспериментальных и литературных данных происхождение и трансформацию люпиновых алкалоидов в растениях можно представить так:



В 1961 г. Вевюровский и Рейфер предложили новую гипотезу биогенетических взаимоотношений алкалоидов люпанинового ряда. В противоположность общепризнанной теории эти авторы считают, что в белом и узколистном люпинах сначала образуются алкалоиды более высокого уровня окисления, а уже из них получаются менее окисленные. Для ряда люпанина они предполагают такой ход процесса: ангустифолин → гидроксилюпанин → люпанин → спартеин. Свои предположения авторы обосновывают данными оптических свойств этих алкалоидов в белом и узколистном люпинах. Например, большая часть люпанина в белом люпине находится в виде смеси ± люпанина с небольшим избытком + люпанина. Гидроксилюпанин находится только в виде +формы. Авторы считают, что если бы процесс шел от лю-

панина к гидроксилюпанину, то в растении не было бы избытка + люпанина.

Хотя экспериментальных данных о взаимопревращениях алкалоидов люпина еще не достаточно и говорить о единой схеме биогенетических взаимосвязей, приемлемой для всех видов люпина, рано, тем не менее изучение механизма биосинтеза и превращения алкалоидов в растениях люпина продвинулось вперед.

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СИНТЕЗА АЛКАЛОИДОВ В РАСТЕНИЯХ КОРМОВОГО ЛЮПИНА ПРИ МЕЖСОРТОВОМ СКРЕЩИВАНИИ

Исследованиями Хакбарта и Зенгбуша (1934), Хакбарта и Троля (1955, 1956) и других авторов установлено, что при скрещивании безалкалоидных растений люпина с алкалоидными получается алкалоидное потомство (F_1), т. е. признак «алкалоидности» у люпина является доминантным к признаку «безалкалоидности». В F_2 происходит расщепление гибридных растений на алкалоидные и безалкалоидные особи в отношении 3 : 1. Авторы также обнаружили, что при скрещивании некоторых безалкалоидных линий люпина в F_1 могут возникать алкалоидные растения. При этом уже в F_2 гибридные алкалоидные растения расщепляются на алкалоидные и безалкалоидные в отношении 9 7 Авторы выявили две линии у желтого и две линии у синего люпина, которые при скрещивании безалкалоидных растений дают алкалоидное потомство.

Новацкий, Брагдо, Дуда и Казимирский (1961) сообщают, что при скрещивании растений, относящихся к разным видам люпина с различным химическим составом алкалоидов у родительских форм, у межвидовых гибридов в потомстве доминирует люпанин над спартеином и гидроксилюпанин над люпанином.

В практике возделывания люпина нередко отмечается такое явление, когда у некоторых кормовых сортов, первоначально почти полностью безалкалоидных, в процессе культивирования постепенно увеличивается содержание алкалоидов и на посевах кормового люпина появляются растения с высоким содержанием алкалоидов. Значительные партии кормового люпина из-за этого могут оказаться непригодными для семенных целей.

Чтобы устранить перерождение кормового люпина в алкалоидные формы, необходимо выяснить причины этого явления. Обычно принято считать, что появление алкалоидных растений на посевах кормового люпина связано с механическим засорением посевов примесью алкалоидных семян. Правилами семеноводства люпина предусматриваются меры по

предотвращению такого засорения. Однако экспериментальные данные и практика показывают, что если даже посев кормового люпина производится чистосортными семенами, алкалоидные растения все же иногда появляются. Это свидетельствует о том, что, кроме механического засорения, существуют и другие причины, вызывающие появление алкалоидных растений и повышение алкалоидности кормового люпина. Причины эти могут быть двоякого рода: эколого-физиологические, связанные с действием различных факторов внешней среды на биосинтез алкалоидов, и генетические, связанные с наследственной неоднородностью растений кормового люпина и их наследственными изменениями. Из эколого-физиологических факторов на накопление алкалоидов влияют почвенно-климатические условия, агротехнические приемы, качество и количество вносимых удобрений, количество тепла, света и т. д. Изменения алкалоидов в растениях люпина, вызываемые причинами генетического характера, в настоящее время еще мало изучены.

Известно, что безалкалоидность у люпина — результат биохимической мутации, наследственного биохимического изменения, характеризующегося утратой способности к синтезу алкалоидов, свойственных нормальному генотипу, т. е. алкалоидным растениям люпина. При создании первых кормовых сортов люпина селекционеры в качестве исходного материала использовали безалкалоидные и малоалкалоидные растения, обнаруженные в алкалоидных популяциях, где безалкалоидные мутанты встречались в ничтожно малом количестве. Учитывая, что биосинтез алкалоидов, как и любого другого сложного органического вещества, протекает в несколько этапов, можно допустить, что у различных безалкалоидных (кормовых) сортов люпина могут быть ингибированы неодинаковые этапы синтеза алкалоидов, хотя конечный эффект у них один и тот же — отсутствие алкалоидов. Поэтому если скрещиваются безалкалоидные сорта люпина, различающиеся генетической структурой, т. е. такие мутанты, у которых нарушен синтез алкалоидов в разных звеньях биосинтетической цепи, то может появиться гибридное потомство, у которого синтез алкалоидов полностью или частично может быть восстановлен, поскольку ингибированный фактор данного вещества одного родителя как бы компенсируется фактором другого родителя.

Для изучения биохимико-генетических причин, вызывающих появление алкалоидных растений люпина на посевах кормовых сортов, Н. В. Турбин и В. С. Анохина, а затем совместно с этими авторами и сотрудники нашей лаборатории в 1960—1963 гг. провели серию опытов по межсортовому скрещиванию кормовых сортов желтого и узколистного люпинов

с последующим анализом состава и содержания алкалоидов. Было испытано 20 сортов желтого и 4 сорта узколистного кормового люпина с общим числом более 120 комбинаций и опылением свыше 5000 цветков.

Кастрацию цветков при скрещивании производили в период, когда лепестки на одну треть выходили над чашелистиками. Пыльцу наносили через сутки после кастрации; опыленные цветки изолировали ватой, которую снимали после завязывания бобов. Перед кастрацией делали анализ каждого растения на алкалоидность. Для опыта брали только безалкалоидные растения; часть из них, семена у которых получали в условиях строгой изоляции соцветий, служила контролем.

Анализ полученного гибридного потомства показал, что в ряде комбинаций скрещивания пар кормовых сортов люпина получено полностью или частично алкалоидное потомство. Причем алкалоидные семена, по данным Н. В. Турбина и В. С. Анохиной, завязывались на безалкалоидных растениях материнского сорта в год скрещивания и из таких семян вырастали затем алкалоидные растения.

На основании результатов анализа все комбинации скрещивания и гибридное потомство можно подразделить на три группы: 1) пары родительских сортов, дающие при скрещивании гибридное потомство (F_1), полностью алкалоидное (так называемые пары несовместимых сортов); 2) пары родительских сортов, дающие гибридное потомство, состоящее из алкалоидных и безалкалоидных растений, или группы расщепляющихся комбинаций; 3) пары родительских сортов, дающие полностью безалкалоидное потомство (пары совместимых сортов). В наших опытах самую большую группу составляли пары сортов, давшие при скрещивании безалкалоидное потомство. Приводим комбинации скрещивания кормовых сортов желтого люпина, не дающих при взаимном переопылении алкалоидного потомства (по Н. В. Турбину и В. С. Анохиной).

Быстрорастущий 4×Балтей
Быстрорастущий 4×22/53
Быстрорастущий 4×Скороспелый 5
Быстрорастущий 4×Кормовой 2
Быстрорастущий 4×500/50
Быстрорастущий 4×Вейко 3

Боровлянский×Скороспелый 5
Боровлянский×Кормовой 2
Боровлянский×Кормовой 3
Боровлянский×22/53
Боровлянский×500/50

Беняконский кормовой×Скороспелый 5
Беняконский кормовой×Носовский желтый кормовой
Беняконский кормовой×Белорусский 6
Беняконский кормовой×Кормовой 2
Беняконский кормовой×22/53
Беняконский кормовой×500/50
Беняконский кормовой×Вейко 3

Носовский желтый кормовой×Боец
Носовский желтый кормовой×Скороспелый 5
Носовский желтый кормовой×Кормовой 2

Носовский желтый кормовой × Кормовой 3
Носовский желтый кормовой × 22/53
Носовский желтый кормовой × Вейко 3

Вейко × Боровлянский
Вейко × Кормовой 3
Вейко × Скороспелый 5
Вейко × Кормовой 2
Вейко × 500/50
Вейко × Вейко 3
Вейко × Горденяй
Вейко × Популярный

Боец × Кормовой 1
Боец × Балтей
Боец × Скороспелый 5
Боец × Кормовой 2
Боец × Кормовой 3
Боец × 22/53
Боец × Вейко 3

Балтей × Белорусский 6
Балтей × Кормовой 2
Балтей × Вейко 3

Кормовой 1 × Кормовой 3
Кормовой 1 × 500/50
Кормовой 1 × Вейко 3
Кормовой 1 × Горденяй
Кормовой 1 × Популярный
Кормовой 1 × 88/53

Белорусский 6 × Боровлянский
Белорусский 6 × Боец
Белорусский 6 × 22/53
Белорусский 6 × Вейко 3
Белорусский 6 × 88/53
Белорусский 6 × Носовский желтый кормовой

В табл. 42 показаны пары кормовых сортов, дающие при скрещивании безалкалоидное потомство, и некоторое количество растений с повышенной алкалоидностью.

Проведенный нами анализ состава и содержания алкалоидов у гибридных растений люпина показал, что у различных комбинаций скрещивания в гибридном потомстве образуется разное количество алкалоидов и различное соотношение их компонентов. Имеются пары сортов (их большинство), при скрещивании которых содержание алкалоидов у гибридного потомства не изменяется или мало изменяется по сравнению с родительскими сортами. У некоторых комбинаций скрещивание привело к значительному повышению алкалоидов в гибридных растениях.

Данные о содержании алкалоидов в семенах гибридных растений люпина по некоторым комбинациям скрещивания пар кормовых сортов желтого и узколистного люпинов показаны в табл. 43. Межсортовое скрещивание люпина, у родительских сортов которого отсутствовали алкалоиды или же имелись в незначительном количестве, привело в ряде случаев к повышению их у гибридного потомства. Особенно резкое увеличение алкалоидов обнаружено у гибридных растений узколистного люпина. При наличии у родительских сортов узколистного люпина лишь сотых долей процента алкалоидов у гибридного потомства в результате скрещивания кормовых сортов узколистного люпина Белорусский 155 × Борре, в вегетативных органах которых алкалоиды отсутствовали, в листьях гибридных растений (F_1) в фазе бутонизации в пересчете на сухое вещество было 1,20% алкалоидов, в комбина-

Таблица 42

Комбинации желтых сортов люпина, дающие при скрещивании расщепляющееся гибридное потомство

Комбинации скрещивания		Число растений в F_1: всего по комб.	алкалоидных	безалкалоидных	малоалкалоидных
Быстрорастущий 4	×Беняконский кормовой	2	1	1	—
Поморский	×Балтей	10	—	—	10
Поморский	×Скороспелый 5	5	—	—	5
Поморский	×22/53	25	8	—	17
Поморский	×Носовский кормовой	8	3	5	—
Беняконский корм.	×Балтей	46	26	13	9
Беняконский корм.	×Кормовой 3	17	—	6	11
Беняконский корм.	×Горденяй	18	—	8	10
Беняконский корм.	×Популярный	44	13	21	9
Беняконский корм.	×88/53	47	8	14	25
Боровлянский	×Боец	6	5	1	—
Боровлянский	×Носовский желтый кормовой	4	—	—	4
Вейко	22/53	4	2	2	—
Вейко	×88/53	19	—	6	13
Кормовой 1	×Балтей	58	—	31	27
Кормовой 1	×Скороспелый 5	17	—	—	17
Кормовой 1	×Кормовой 2	19	—	—	19
Кормовой 1	×22/53	26	—	—	26
Кормовой 1	×Носовский кормовой	2	—	—	2
Кормовой 1	×Боровлянский	6	1	—	5
Кормовой 1	×Быстрорастущий 4	7	1	—	6
Боец	×500/50	64	—	20	44
Балтей	×Скороспелый 5	44	—	26	18
Балтей	×22/53	29	—	2	27
Балтей	×500/50	20	—	1	19
Белорусский 6	×Скороспелый 5	39	—	13	26
Белорусский 6	×Кормовой 2	27	—	7	20
Белорусский 6	×Кормовой 3	26	—	19	7
Белорусский 6	Быстрорастущий 4	16	1	8	7

ции Белорусский 155 × Мирзин I—0,77, Белорусский 155 × × Мирзин II—0,51, люпин желтый кормовой Боец × сорт 3—0,1%. В семенах гибридных растений содержание алкалоидов увеличилось еще больше. Дальнейшие наблюдения над алкалоидностью гибридных растений люпина показали, что содержание алкалоидов у различных поколений неодинаково. Оно заметно увеличивается от F_1 к F_2, уменьшаясь в последующем поколении (F_3).

Таблица 43

Содержание алкалоидов в семенах родительских сортов кормового люпина и их гибридов при межсортовом скрещивании

Сорт люпина	Содержание алкалоидов в % на сухое веществс		
Родительские сорта			
Люпин узколистный			
сорт Борре	0,000		
» 155	0,140		
» Мирзин 1	0,100		
Люпин желтый			
сорт Балтей	0,024		
» Кормовой 3	0,052		
» Быстрорастущий 4	0,032		
» Белорусский 6	0,033		
» Вейко	0,100		
» 88/53	0,053		
Боец	0,040		
Поморский	0,100		
Гибридные формы			
Люпин узколистный	F_1	F_2	F_3
Борре×Мирзин 1	0,130	1,340	1,000
Борре×Мирзин 2	—	1,300	—
Борре×Белорусский 155	0,450	1,220	1,150
Белорусский 155×Мирзин 1	0,410	1,640	1,330
Люпин желтый			
Боец×Кормовой 3	0,035	0,143	0,044
Балтей×Кормовой 3	—	0,085	—
Быстрорастущий 4×Вейко 3	0,028	0,113	0,110
Беняконский×Боец	0,058	0,194	0,071
Беняконский×Балтей	0,029	0,108	0,037
Беняконский×88/53	—	0,098	—
Белорусский 6×Вейко	—	0,046	—
Поморский×Боец	0,060	—	—
Вейко×Кормовой 3	0,048	—	—

Качественный состав алкалоидов у гибридных растений желтого люпина F_1 при различных комбинациях скрещивания неодинаков (рис. 34). У большинства гибридов преобладал спартеин. Так, в наших опытах из 10 комбинаций у 7 имелся только спартеин и у 3 люпинин и спартеин. У 4 комбинаций узколистного люпина имелось по 6 алкалоидов (рис. 35).

Дальнейшее изучение алкалоидных гибридных растений, полученных от скрещивания кормовых сортов, показало, что в последующих поколениях они расщепляются на алкалоидные и безалкалоидные особи. В F_2 алкалоидные гибридные растения люпина расщепляются на алкалоидные и безалкалоидные в отношении 9 : 7.

Таким образом, при культивировании одновременно нескольких генетически неоднородных кормовых сортов люпина возможно появление алкалоидных растений вследствие спонтанного скрещивания пар, генетически разнородных (неаллельных) мутантов, у которых нарушенный синтез алкалоидов может быть восстановлен. Возобновление биосинтеза

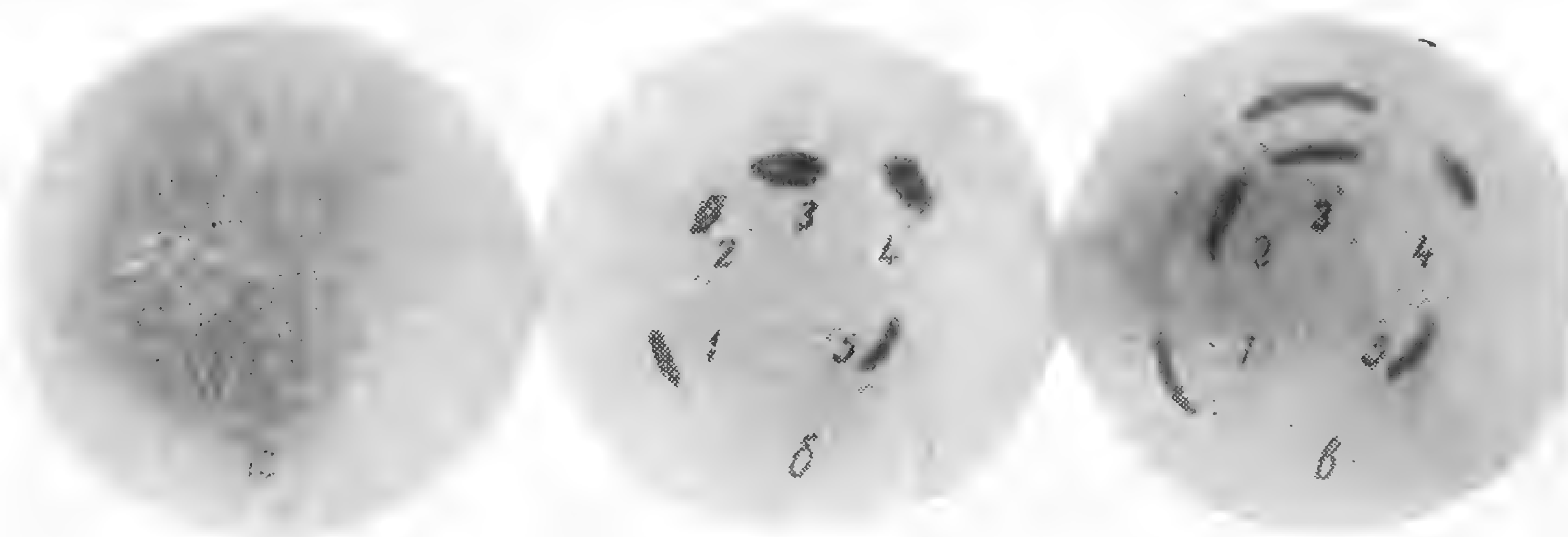


Рис. 34. Хроматограмма алкалоидов гибридных растений, полученных от межсортового скрещивания безалкалоидных сортов желтого люпина:

а — родительские формы; *б* — Беняконский × Боец; *в* — Балтей × Кормовой 3; *1* — люпинин, *2* — спартеин, *3* — алкалоиды растения, *4* — люпанин, *5* — гидроксилюпанин

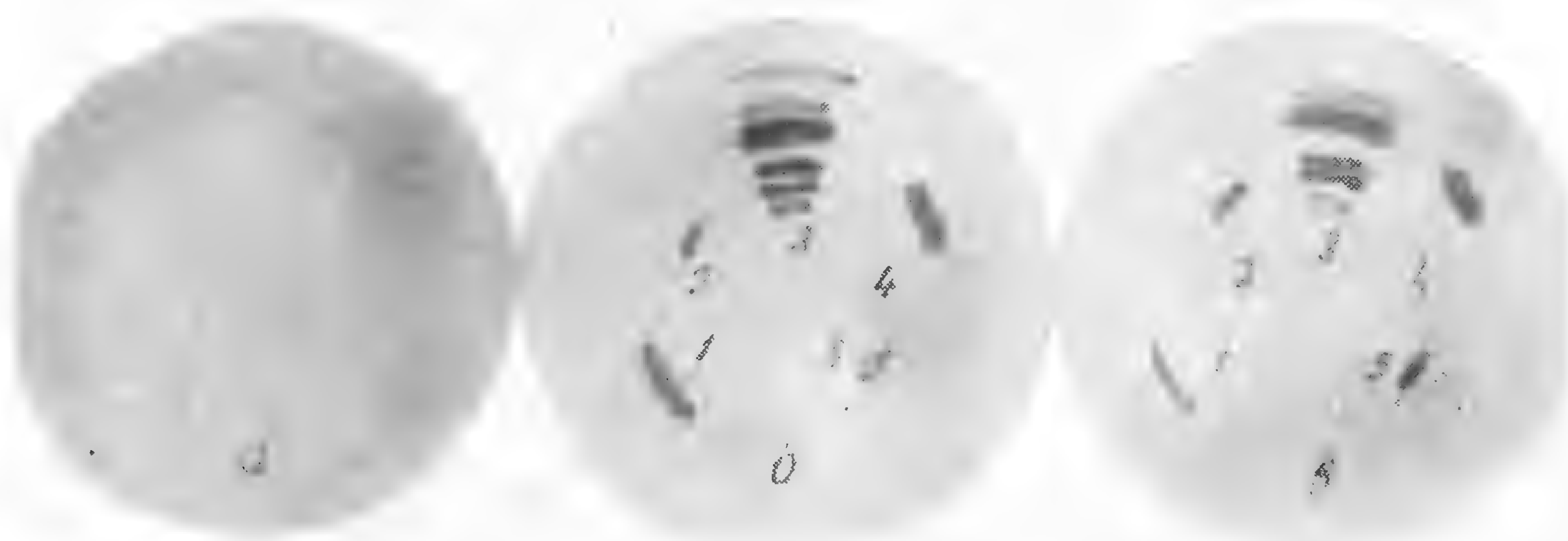


Рис. 35. Хроматограмма алкалоидов листьев гибридных растений, полученных от межсортового скрещивания безалкалоидных сортов узколистного люпина:

а — родительские формы; *б* — Белорусский 155 × Борре; *в* — Белорусский 155 × × Мирзин 1

алкалоидов у гибридного потомства, полученного от скрещивания пар кормовых сортов люпина, можно объяснить в этом случае следствием комплементарного эффекта у гетерозигот, образуемых от скрещивания фенотипически неотличимых, но генетически разнородных родительских сортов.

При некоторых сочетаниях скрещивания был отмечен также и противоположный эффект — дальнейшее ингибирование синтеза алкалоидов и уменьшение их в гибридном потомстве. Например, в таких комбинациях скрещивания пар кормовых сортов, как люпин желтый Поморский × Боец, Вейко × Кор-

мовой 3 и в ряде других, у гибридного потомства содержание алкалоидов по сравнению с родительскими сортами уменьшалось.

На основании экспериментальных исследований и некоторых теоретических предположений еще трудно сделать вывод о путях биосинтеза и причинах увеличения алкалоидов в растениях кормового люпина. Следует также учитывать и то, что у отдельных сортов люпина оплодотворение, как правило, происходит тогда, когда цветки еще полностью не раскрыты, что в значительной степени исключает их переопыление. Тем не менее полученные данные свидетельствуют о свойстве некоторых пар сортов кормового люпина давать при скрещивании алкалоидное гибридное потомство. Это свойство следует учитывать при посевах люпина. Во избежание случаев появления алкалоидных растений в результате переопыления посевы разных сортов люпина необходимо располагать с применением пространственной изоляции.

РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ В БИОСИНТЕЗЕ АЛКАЛОИДОВ

КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Долгое время считалось, что алкалоиды, как и многие другие вещества, образуются исключительно в листьях. Это подкреплялось наблюдениями о том, что листья многих растений содержат наибольшее количество алкалоидов по сравнению с другими органами. Однако исследования последних лет показали, что биосинтез алкалоидов не локализован только в листьях, а связан с деятельностью тканей и других органов растения, в частности корней.

Важное значение для выяснения роли различных органов растения в биосинтезе алкалоидов имели опыты с вегетативными прививками растений. Они позволили установить, что синтез алкалоидов некоторых видов семейства пасленовых происходит в основном в корнях.

Уже давно известно, что при вегетативных прививках изменяется как химический состав привитых растений, так и их физиологические и биохимические свойства (А. А. Шмук, 1946; Даусон, 1951; Г С. Ильин, 1949 и др.). А. А. Шмук с сотрудниками методом прививок впервые установил, что алкалоидсодержащие растения табака, привитые на корни безалкалоидных растений, теряют способность синтезировать алкалоиды, несмотря на нормальное развитие надземных частей привоев. При обратных прививках побеги безалкалоидных растений, выращенные на корнях алкалоидобразующих растений табака, накапливали значительное количество алкалоидов, свойственных подвойному растению. Например, при прививках табака на паслен и томат в табаке не образуется никотин. И, наоборот, листья этих растений, привитые на табак, начинают синтезировать никотин.

Для выяснения роли отдельных органов в образовании алкалоидов большое значение имели опыты с прививками дикого табака (*Nicotiana glauca*), содержащего алкалоид анабазин, на корни *N. tabacum*, томата и других растений.

Культурный табак (*N. tabacum*), привитый на дикий табак (*N. glauca*), перестает накапливать никотин, а накапливает алкалоид подвойного растения — анабазин. Прививка *N. glauca* на корни *N. tabacum*, томата и других растений показала, что в диком табаке всегда обнаруживается алкалоид анабазин. При обратных прививках в листьях томата и других растений, привитых на *N. glauca*, также накапливается анабазин. Эти данные подтверждают предположение ученых о том, что никотин образуется только в корневой системе, тогда как анабазин может образовываться как в корнях, так и в листьях.

В опытах Даусона (1946) с прививками табака на томат было установлено, что в прививочной стадии в привое содержалось в среднем 1,3 *мг* никотина, через 31 день — 3 и через 59 дней — 4,1 *мг*. При обратной прививке (томат на табак) распределение никотина было иным: в привое через 31 день — 55, через 59 дней — 285,3 *мг*. В подвое (табак) содержание никотина от начала прививки до конца опыта увеличилось с 24 до 279 *мг*. Следовательно, и опыты Даусона подтверждают, что в синтезе никотина главная роль принадлежит корневой системе.

В опытах этого ученого с корнями табака, отделенными от растения и культивировавшимися на стерильной питательной среде, обнаружено, что корневая система в противоположность всем другим органам растения по мере роста продуцирует никотин в значительных количествах. А листья табака, выращенные в дистиллированной воде, растворе солей и глюкозы, перестали накапливать никотин после того, как их отделяли от растения. На основании этого Даусон сделал вывод о том, что механизм, синтезирующий никотин, локализован в корнях табака, а присутствие в больших количествах никотина в листьях табака он объяснял его транслокацией и аккумуляцией в листьях.

Г С. Ильин (1949, 1955) с помощью прививок, а затем путем применения соединений с мечеными атомами провел опыты с прививками табака на томат, паслен и другие растения. При этом он выявил, что никотинсодержащие растения, взятые для прививок, развиваясь нормально на подвоях томата, паслена и дурмана, лишаются никотина. Чужая корневая система, обеспечивая нормальный рост привитых на ней растений, в обычных условиях содержащих никотин, приводила к полному прекращению синтеза никотина. Г С. Ильин сообщает далее, что в его опытах растения томата, паслена и дурмана, привитые на подвоях табака, развивались более мощно, чем контрольные растения, и содержали в листьях, стеблях и плодах значительное количество никотина. Г С. Ильин установил также, что привитые на корни табака растения приобретают способность синтезировать никотин и что

растения, содержащие в естественном состоянии норникотин (*N. glutinosa)*, привитые на томате, теряют способность к синтезу норникотина и становятся безалкалоидными. Это говорит о ведущей роли корневой системы в синтезе алкалоида норникотина.

В последнее время Г С. Ильин с помощью соединений с мечеными атомами подтвердил мнение о корневом происхождении никотина. Автор показал, что при физиологически активной корневой системе происходит процесс образования никотина, обнаруживаемого по включению радиоактивного углерода в молекулу никотина. Никотин, выделенный из растений, находившихся в радиоактивном растворе без корней, оказался нерадиоактивным.

Опыты М. Тушняковой (1944) с растениями белладонны и дурмана, привитыми на картофель, паслен, томат и наоборот, показали, что определяющим фактором в образовании алкалоидов в этих растениях является подвой. При алкалоидном подвое (белладонна или дурман) привой, не содержащий алкалоидов, становится алкалоидным. Причем количество алкалоидов почти такое же, как и в привое. Следовательно, если подвой алкалоидный, прививки этого типа представляют собой алкалоидную систему. Если же подвой безалкалоидный, а привой в естественном состоянии содержит алкалоиды, в том числе и в корнях (атропин или никотин), то у прививочного растения в подвое и в привое или совсем нет алкалоидов, или имеется незначительно, т. е. прививки практически безалкалоидны.

Результаты опытов Тушняковой совпадают с данными опытов Шмука, Даусона, Ильина и других ученых, полученными при взаимных прививках культурного и дикого табака.

Гик (1942) и другие методом вегетативных прививок доказали корневое происхождение алкалоидов группы тропана (атропина и гиосциамина), образование которых в растениях происходит только в случаях, если растения выращиваются на корнях атропинобразующего растения белладонны (*Atropa belladonna*) и дурмана (*Datura*). Атропин не образуется в листьях, если атропинобразующие растения выращиваются на корнях растений, не образующих этих алкалоидов. Аналогичные результаты получены Г С. Ильиным, Нечаевой и другими учеными (табл. 44).

Таким образом, в синтезе никотина, норникотина, атропина большое значение имеет корневая система. Растения, продуцирующие эти алкалоиды, лишенные корневой системы, не способны синтезировать алкалоиды. И, наоборот, безалкалоидные растения, привитые на корни алкалоидоносных растений, во всех частях накапливают алкалоиды. При этом преобразование привитого безалкалоидного растения в алкалоид-

ное происходит при отсутствии собственного фотосинтеза в подвойном растении, когда у подвоя с начала развития прививок удалены все листья.

Таблица 44

Образование алкалоидов в привитых растениях

Схема прививок	Алкалоид привойного растения	Алкалоид подвойного растения	Найденный алкалоид привоя
Табак / *N. glauca*	никотин	анабазин	анабазин, никотина нет
Махорка / *N. glauca*	никотин	анабазин	анабазин, никотина нет
Томат / *N. glauca*	алкалоидов нет	анабазин	анабазин
Табак / Томат	никотин	алкалоидов нет	никотина нет
Табак / Дурман	никотин	атропин	атропин, никотина нет
Табак / Паслен	никотин	соланин	соланин, никотина следы
Дурман / Табак	атропин	никотин	никотина много, атропина нет
Паслен / Табак	соланин	никотин	никотина много, соланин не установлен
Томат / Табак	алкалоидов нет	никотин	никотина много
Табак / Картофель	никотин	алкалоидов нет	никотина нет
Махорка / Белладонна	никотин	атропин	атропин, никотина нет
Томат / Дурман	алкалоидов нет	атропин	атропин
Дурман / Томат	атропин	алкалоидов нет	алкалоидов нет
Белладонна / Картофель	атропин	алкалоидов нет	алкалоидов нет
N. glutinosa / *N. glauca*	норникотин + + никотин	анабазин	только анабазин
N. glutinosa / Табак	норникотин + + никотин	никотин	никотин
N. glauca / *N. glutinosa*	анабазин	никотин + + норникотин	анабазин + норникотин

Г И. Лашук (1949) сообщает, что зависимость синтеза алкалоидов от корневой системы носит общий характер для никотинной и норникотинной групп рода *Nicotiana*. Исключение представляет лишь *N. glauca*, синтезирующий алкалоид анабазин и на безалкалоидном подвое.

С установлением зависимости синтеза алкалоидов от корневой системы группы растений семейства пасленовых перед учеными стала задача объяснить это явление. Однако полной ясности в этом вопросе до сих пор нет.

Исходя из данных перечисленных авторов, можно сделать заключение, что алкалоиды образуются непосредственно в корнях растений и оттуда передвигаются в надземные части, как считал Даусон. А. А. Шмук указывает на то, что корни продуцируют алкалоиды неполностью, а только какие-то промежуточные их продукты, используемые для синтеза алкалоидов. По его мнению, алкалоиды образуются не в корнях; в корнях вырабатываются лишь биокатализаторы, которые поступают из корней в листья, где и заканчивается биосинтез алкалоидов.

Г С. Ильин и М. Я. Ловкова (1958) считают, что синтез никотина может происходить в корнях табачного растения. В то же время в работах тех же авторов приводятся данные о том, что корень не оказывает исключительного влияния на синтез алкалоида анабазина, который образуется в растениях независимо от того, выращиваются ли они на собственных или на чужих корнях.

А. А. Шмук отмечает, что корень табака в подвое, хотя и образует в привитом растении *N. glauca* никотин, содержит также свойственный для него алкалоид анабазин. Следовательно, образование анабазина меньше зависит от корневой системы, чем образование никотина, норникотина и атропина.

Г И. Лашук утверждает, что образование никотина связано с точками роста первичных корешков и что алкалоиды, по-видимому, образуются не корнями, а в процессе образования корней и синтез алкалоидов определяется не всей корневой системой, а только ее активной частью. Он наблюдал, что в корнях декапитированных табачных растений содержание алкалоидов было в 6—7 и в листьях в 2—3 раза выше, чем в недекапитированных растениях. Автор пришел к выводу, что алкалоиды не синтезируются корнями и пассивно не передвигаются в листья, а являются следствием обмена веществ, происходящего в целом организме. Вся синтетическая деятельность растительного организма, как подчеркивает Г. И. Лашук, протекает в точках роста первичных корешков. Активное деление клеток меристемы этих точек роста, огромное их количество, если учесть всю разветвленную сеть корневой системы, потребляет, как предполагает автор, значительное

количество энергетического материала, вырабатываемого надземной частью. Потребителями энергетического материала точками роста растения и являются алкалоиды как продукты побочного обмена веществ.

Говоря о роли корня в биосинтезе алкалоидов у некоторых видов растений, следует отметить, что в ряде работ в последнее время показана возможность образования алкалоидов и в листьях. Так, Бос, Де и Делал (1956) сообщают, что лист табака обладает способностью синтезировать алкалоиды табака при культивировании их в присутствии аргинина, орнитина, пролина и триптофана. Сабита (1956) отмечает, что листья *Datura tatula* также синтезируют алкалоиды, хотя и в меньшем количестве, чем корни.

С. М. Прокошев, Е. И. Петроченко, Г С. Ильин, В. З. Баранова и Лебедева (1952) методом вегетативных прививок изучали места образования глюкоалкалоидов у некоторых видов семейства пасленовых, различающихся между собой химической природой глюкоалкалоидов. В качестве прививочных компонентов были использованы обычные сорта культурного картофеля (*Solanum tuberosum*), содержащего в листьях и клубнях глюкоалкалоид соланин, дикие виды картофеля (*S. Demissium* и *S. Punae*), содержащие демиссин, культурный томат (*Licopersicum esculentum*) и дикий вид томата (*L. hirsutum*), содержащие в листьях томатин. При выращивании привитых растений листья подвоя были удалены.

Эти исследователи установили, что корневая система подвоев тех видов, которые в собственных листьях не образуют глюкоалкалоидов, не влияет на химическую природу глюкоалкалоидов листьев привоев. Следовательно, глюкоалкалоиды картофеля, томата и других пасленовых растений — соланин, демиссин, томатин — образуются в листьях (возможно, и в стеблях), а не в корнях.

А. Р. Гусева и В. А. Пасешниченко (1958) путем введения в растения картофеля раствора меченой уксусной кислоты подтвердили образование глюкоалкалоидов в ростках картофеля без участия корневой системы.

ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ ЛЮПИНА В БИОСИНТЕЗЕ АЛКАЛОИДОВ МЕТОДОМ ПРИВИВОК

М. И. Смирнова и Б. С. Мошков (1941) поставили задачу выяснить, изменяется ли количественное содержание алкалоидов при различных комбинациях прививок и нельзя ли использовать метод вегетативных прививок для получения форм люпина с пониженным или повышенным содержанием алкалоидов. Для прививок были взяты узколистный и белый мало-

алкалоидный и алкалоидные формы люпина и гороха. Прививки проводились в фазе семядолей и в начале цветения. В ряде комбинаций большинство прививок погибло. В оставшихся прививках определяли содержание алкалоидов приближенным методом с помощью раствора йода в йодистом калии.

Авторы указывают, что при прививке сладкого узколистного люпина на горький узколистный в семядольном состоянии в листьях и в семенах сладкого привоя происходит заметное накопление алкалоидов. Прививка горького узколистного люпина на сладкий вызвала снижение алкалоидов у горького люпина. Изменение алкалоидности, наблюдавшееся у прививок в семядольном состоянии, еще заметнее проявлялось на прививках во взрослом состоянии. Как сообщают М. И. Смирнова и Б. С. Мошков, листья сладкого люпина под влиянием горького подвоя усиленно накапливают алкалоиды и сладкий привой становится горьким люпином. Семена от сладких привоев были горькие, и, наоборот, горький привой на сладком подвое дал меньше алкалоидов.

Сходные результаты были получены и у прививок в молодом возрасте. Авторы заключают, что подвой оказывает сильное воздействие на привой в содержании алкалоидов. Однако такое заключение не всегда вытекает из данных опытов. Если при прививках, сделанных в семядольном состоянии, у подвоя оставалась лишь корневая система, то при прививках во взрослом состоянии не удалялись листья ни у подвоя, ни у привоя и, следовательно, не было разграничено действие прививочных компонентов. Отсутствие в исследовании М. И. Смирновой и Б. С. Мошкова точных и чувствительных методов определения алкалоидов привитых растений также снижает ценность полученных результатов.

Для выяснения места образования и передвижения алкалоидов в растениях люпина Петерс, Шванитц и Зенгбуш (1956) сделали большое количество взаимных прививок безалкалоидных и алкалоидных форм желтого, белого и синего люпинов с последующим анализом на алкалоидность привитых растений. Опыты проводились с молодыми растениями в период раскрытия семядолей. Содержание алкалоидов определялось с помощью йодного реактива с предварительным экстрагированием алкалоидов из растений разбавленной соляной кислотой. Степень алкалоидности определялась по интенсивности помутнения и окрашивания солянокислого алкалоидного экстракта с раствором йода в йодистом калии. Содержание алкалоидов выражалось в относительных количествах.

В результате опытов было выяснено, что при прививке алкалоидного люпина на алкалоидный подвой того или дру-

гого вида люпина в привое образуются алкалоиды в обычном или несколько повышенном количестве по сравнению с непривитыми растениями. Если прививался малоалкалоидный привой на малоалкалоидный подвой, то привой оставался малоалкалоидным независимо от того, принадлежали ли прививочные компоненты к одному и тому же виду или к разным видам. Если генетически алкалоидные привои прививались на генетически малоалкалоидный подвой, то независимо от принадлежности прививочных компонентов к виду прививка — и привой и подвой — была богата алкалоидами.

При прививке желтого, синего и белого люпинов на высокоалкалоидный желтый во всех случаях в прививках были лишь следы алкалоидов, т. е. такое их количество, которое почти нельзя было уловить применявшимися методами анализа. В комбинации, где подвоем служил синий люпин, а привоем белый малоалкалоидный, в прививке обнаружено несколько больше алкалоидов, чем когда подвоем служил желтый алкалоидный люпин.

В заключение Петерс, Шванитц и Зенгбуш сообщают, что полученные ими результаты делают вероятным тот факт, что алкалоиды образуются в надземных органах растений. Таким образом, сведения Петерса, Шванитца и Зенгбуша о значении подвоя и привоя в образовании алкалоидов отличаются от данных М. И. Смирновой и Б. С. Мошкова.

В опытах с прививками Мотес и Ромейк (1955) отмечали изменение алкалоидности под воздействием прививочных компонентов. Наиболее высокое содержание алкалоидов наблюдалось тогда, когда привой был горький. Вместе с тем констатировалось образование алкалоидов и в случае, когда подвой был горький, а привой сладкий. Однако цифровые данные опытов авторы не приводят.

Мотес и Ромейк также сообщают, что проведенный ими опыт по культуре изолированных молодых корней горького люпина показал, что во время роста в них не увеличивалось абсолютное количество алкалоидов. В ранее опубликованной работе Мотес и Кречмер (1946), наоборот, писали, что при культивировании изолированных корней люпина в них наблюдалось увеличение абсолютного количества алкалоидов.

Недостаточное количество исследований и противоречивые данные о роли органов растений в биосинтезе алкалоидов свидетельствуют о том, что этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении.

Разработанные в последние годы новые методы анализа содержания и состава алкалоидов (метод распределительной хроматографии их на бумаге и др.) позволяют более детально изучить эти вопросы.

Мы также провели серию опытов для исследования роли

отдельных органов в биосинтезе алкалоидов методом взаимных прививок и методом меченых атомов. В опытах с прививками алкалоидных и безалкалоидных форм мы поставили задачу выяснить роль корневой системы и надземной части люпина в биосинтезе алкалоидов.

Для прививки брали разные виды люпина, отличающиеся не только наличем или отсутствием алкалоидов, но и качественным составом алкалоидов в привое и подвое. Метод анализа состава алкалоидов с помощью распределительной хроматографии позволяет решить этот вопрос. Опыты с культурой изолированных органов люпина на радиоактивной питательной смеси дали возможность определить значение в синтезе алкалоидов не только надземной части растения или корневой системы, но и отдельных его органов и частей. Попутно следили за развитием привитых растений по каждой комбинации прививок.

Проводили. внутривидовые, межвидовые и межродовые прививки. Материалом для опытов служили растения горького (высокоалкалоидного) и сладкого (малоалкалоидного) люпинов, конских бобов и гороха. Прививки делали на молодых растениях в фазе 2—3 пар листьев и во взрослом состоянии в период бутонизации растений.

Для прививок в молодом возрасте растения предварительно выращивались в глиняных горшочках и парафинированных бумажных стаканах емкостью 0,7—1 *л*. Ранней весной, когда температура воздуха была еще не достаточна для нормального роста люпина, растения выращивались в оранжерее, а с наступлением тепла (17—20°) в глиняных горшках на экспериментальном участке Института экспериментальной ботаники и микробиологии АН БССР. Прививка производилась в расщеп; у растений, взятых для прививки, срезался стебель между семядолями и первой парой листьев. На привойной части конец стебля с двух сторон заострялся, а у подвойной части в стебле делался разрез около 1—1,5 *см*, в который заостренным концом вставлялся побег привоя. Место, где соединялся привой с подвоем, обвязывалось смоченной в воде ватной ниткой. Привитые растения поливали и покрывали высокими стеклянными стаканами для создания влажной камеры. После полного срастания (через 5—6 дней) стаканы снимали, а через 3—4 дня растения-прививки пересаживали в грунт. При быстрой операции привитые растения обычно не теряют тургора и через 6—7 дней трогаются в рост. Поэтому чем быстрее проводилась операция по прививке, чем плотнее привой срезанными частями прилегал к подвою, тем лучше и быстрее было срастание прививочных компонентов. В большинстве вариантов приживаемость растений в этот период прививки была хорошая. Технически трудно было сделать прививки

узколистного люпина на желтый, так как последний долго находится в фазе розетки и его стебель в это время очень короткий. В этом варианте многие привитые растения погибли.

При внутривидовых и межвидовых прививках растения хорошо переносили пересадку. Межродовые прививки после пересадки в грунт в большинстве погибли.

Вторая серия прививок была проведена в фазе бутонизации. Прививки делались в расщеп. Длина привойной части растений 12—15 *см*. Место прививки обвязывали марлевой полоской шириной 1 *см*. Концы полоски оставались свободными. К месту прививки привязывали пробирку с водой, в которую опускали концы марлевой полоски. Благодаря этому место прививки постоянно увлажнялось. Привитые растения покрывали ящиками, обтянутыми сверху марлей. Под ящики ставили большие стаканы с водой для создания вокруг растения влажной атмосферы. Через неделю после срастания ящики снимали и листья у подвоя удаляли. В период бутонизации приживаемость растений была хуже, чем в молодом возрасте.

Внутривидовые прививки удались лучше. При межвидовых прививках хорошая приживаемость растений была в варианте прививки желтого люпина на синий. При прививке синего люпина на желтый приживаемость и дальнейшая выживаемость оказались плохими, и многие растения-прививки погибли. В варианте, где конские бобы были привиты на синем люпине, растения вначале чувствовали себя хорошо, а через 2 недели стали гибнуть и к концу вегетации из 98 привитых растений сохранились только два.

Многие растения погибли до цветения. Растения синего люпина, привитые на конские бобы, развивались хорошо и созрели одними из первых (табл. 45, 46).

Приводим краткое описание состояния привитых растений по вариантам опыта.

Вариант I $\frac{\text{люпин узколистный алкалоидный}}{\text{люпин узколистный алкалоидный}}$. В период 2—3 пар листьев было привито 43 растения. После прививки растения прижились, но в дальнейшем несколько штук погибло. Пересадку в грунт привитые растения переносили хорошо и в процессе дальнейшего роста и развития не погибали. К концу цветения сохранилось около 80% растений.

Все растения были хорошо облиственны, дали много боковых побегов и нормально плодоносили. Зрелые семена на главных стеблях были убраны 16 сентября, а на боковых — 26 сентября.

В фазе бутонизации привито 65 растений. Приживаемость, как и при прививке в более молодом возрасте, хорошая. К концу вегетации сохранилось 37 растений. Все растения

Таблица 45

Данные о развитии растений, привитых в период 2—3 пар листьев

Вариант	Дата прививки	Количество привитых растений	Дата пересадки привитых растений в грунт	Количество сохранившихся растений к концу вегетации
Люпин синий горький / Люпин синий горький	14.V	43	22.V	8
Люпин синий сладкий / Люпин синий горький	12—14.V	83	22.V	31
Люпин синий горький / Люпин синий сладкий	12—14.V	90	22.V	14
Бобы / Люпин синий горький	24—28.V	94	10.VI	12
Люпин синий горький / Бобы	27—29.V	79	10.VI	—
Люпин желтый горький / Люпин синий горький	19—29.V	40	3—10.VI	12
Люпин синий горький / Люпин желтый горький	19—30.V	75	3—10.VI	—

Вариант	Начало бутонизации	Начало цветения	Конец цветения	Дата созревания
Люпин синий горький / Люпин синий горький	5.VII	14.VII	22.VII	26.IX
Люпин синий сладкий / Люпин синий горький	2—7.VII	11.VII	20.VII	26.IX
Люпин синий горький / Люпин синий сладкий	5—7.VII	13.VII	22.VII	26.IX
Бобы / Люпин синий горький	27.VI	30.VII	30.VIII	26.IX
Люпин синий горький / Бобы	12.VIII	20.VIII	16.IX	не созрели
Люпин желтый горький / Люпин синий горький	25.VII	3.VIII	26.VIII	не созрели
Люпин синий горький / Люпин желтый горький	20.VII	28.VII	10.VIII	—

Таблица 46

Данные о росте и развитии растений, привитых в фазе бутонизации

Вариант	Дата прививки	Количество привитых растений	Начало бутонизации привитых растений	Начало цветения	Конец цветения	Дата созревания	Количество сохранившихся созревших растений к концу вегетации
Люпин синий горький / Люпин синий горький	30.VI	60	15.VII	18.VII	25.VII	16.IX	37
Люпин синий горький / Люпин синий сладкий	27.VI	50	12.VII	18.VII	25.VII	10.IX	20
Люпин синий сладкий / Люпин синий горький	30.VI	65	16.VII	18.VII	25.VII	16.IX	32
Бобы / Люпин синий горький	20—25.VI	99	к началу цветения осталось 2 растения				2
Люпин синий горький / Бобы	23—24.VI	70	10.VII	16.VII	26.VII	16.IX	40
Люпин желтый / Люпин синий горький	3.VII	25	18.VII	23.VII	22.VIII	не созрели	22
Люпин синий горький / Люпин желтый	2.VII	20	10.VIII	20.VIII	10.IX	не созрели	2
Люпин желтый горький / Люпин синий горький	5.VII	20	19.VII	23.VII	12.VIII	не созрели	2
Люпин синий горький / Люпин желтый горький	5.VII	20	13.VIII	25.VIII	15.IX	не созрели	4

плодоносили, и большинство из них дало зрелые семена. Уборка их в фазе полной спелости проведена 26 сентября.

Вариант II $\frac{\text{люпин узколистный безалкалоидный}}{\text{люпин узколистный алкалоидный}}$. В период 2—3 пар листьев привито 83 растения, из которых 10 не прижились. После пересадки из горшков в поле погибло 6. Остальные росли и развивались хорошо, образовали много боковых побегов и плодоносили. Бобы образовались как на главном стебле, так и на боковых побегах. Окраска листьев соответствовала привойному сорту 88. Зрелые семена с главного стебля убраны 16 сентября, с боковых — 26 сентября.

В фазе бутонизации привито 65 растений. Приживаемость составила около 80%. К концу вегетации осталось 32 растения. Прививки развивались хорошо, созревание семян было на 10—12 дней позже по сравнению с прививками в той же комбинации в период 2—3 пар листьев. Количество плодов на растении было меньше, чем у прививок, которые были проведены в более ранний период развития. Образования бобов на боковых побегах почти не было. Зрелые семена убраны 26 сентября.

Вариант III $\frac{\text{люпин узколистный алкалоидный}}{\text{люпин узколистный безалкалоидный}}$. В молодом возрасте привито 90 растений. После прививки до пересадки в грунт погибло 22, после пересадки в грунт погибло еще 10 растений. Оставшиеся развивались нормально. Они хорошо плодоносили и дали созревшие семена. Семена собраны с главного стебля 16 сентября, с боковых побегов — 26 сентября.

Вариант IV $\frac{\text{люпин узколистный алкалоидный}}{\text{люпин желтый алкалоидный}}$. Желтый люпин долгое время после всходов находится в состоянии прикорневой розетки, и стебель его в это время практически не растет в высоту, поэтому осуществить прививки в этой комбинации в молодом возрасте технически оказалось трудным. Чтобы ускорить рост стебля в длину, мы выращивали желтый люпин в теплице в условиях сильно пониженной интенсивности освещения и получили стебель, пригодный для прививки. В молодом возрасте было привито 40 растений. Однако уже в горшках большинство прививок погибло. Оставшиеся растения после пересадки в грунт развивались хорошо, но в месте срастания легко ломались и поэтому убрать их пришлось несозревшими.

В начале бутонизации привито 40 растений. После срастания большинство из них погибло. До конца вегетации сохранилось 6 растений, или 15% общего количества привитых растений.

Вариант V $\frac{\text{люпин желтый алкалоидный}}{\text{люпин синий алкалоидный}}$. В период образования 2—3 пар листьев было привито 40 растений. После прививки в сосудах погибло 8 и после пересадки в грунт 10, остальные развивались нормально.

В фазе бутонизации привито 50 растений. Приживаемость почти 100%, в дальнейшем 10 растений погибли. Остальные растения развивались хорошо и дали плоды на главном и боковых побегах. Ко времени уборки, 29 сентября, семена этого варианта имели серомраморную окраску, хотя полной хозяйственной зрелости не достигли.

Вариант VI $\frac{\text{конские бобы}}{\text{люпин синий алкалоидный}}$ В молодом возрасте было привито 94 растения. В сосудах привитые растения чувствовали себя хорошо, но после пересадки в грунт многие из них плохо развивались, и в течение лета 70 растений погибли. Оставшиеся прививки развивались медленно, плодоносили и дали зрелые семена. Семена убраны 26 сентября. Для определения алкалоидов в привитых растениях в этом варианте во взрослом состоянии было привито еще 98 растений. Как и при прививке в молодом возрасте, прививки перед началом бутонизации после 7—8 дней начали гибнуть. Несмотря на нормальное срастание привитых компонентов в процессе дальнейшего развития растения в местах прививки засыхали и погибали. К концу вегетации сохранилось всего два растения, с которых и был собран материал (семена и листья) для анализа. Определить процентное содержание алкалоидов в этом варианте оказалось затруднительным. Определяли лишь относительное их содержание методом хроматографии.

Вариант VII $\frac{\text{люпин синий алкалоидный}}{\text{конские бобы}}$ Было привито 80 растений, из них не прижилось 8. После пересадки в грунт прививки начали засыхать и гибнуть. В дальнейшем некоторые растения развивались нормально. Несколько прививок плодоносили и дали семена. Анализ оставшихся растений показал, что большинство из них образовали корневую систему люпина. Одно растение имело корни люпина и конских бобов.

Больше растений выжило после прививки во взрослом состоянии перед бутонизацией. Из 70 привитых растений к концу вегетации сохранилось 40. Все они дали семена.

Количественное содержание алкалоидов у привитых растений

Для выяснения количественного изменения алкалоидов у привитых растений были взяты средние пробы листьев, стеблей, корней и семян, в которых проведено сравнительное

определение общего (процентного) содержания алкалоидов по каждому варианту прививок (табл. 47) весовым методом с осаждением алкалоидов из 1%-ного солянокислого раствора 10%-ным раствором кремневольфрамовой кислоты.

Таблица 47

Содержание алкалоидов в привитых растениях в период 2—3 пар листьев

Вариант	Исследуемая часть растения	Содержание алкалоидов в % на сухое вещество		
		начало бутонизации	после цветения	в конце вегетации
Люпин синий алкалоидный / Люпин синий алкалоидный	листья	0,65	0,72	—
	стебли	0,41	—	—
	корни	0,15	—	1,45
	семена	—	—	—
Люпин синий алкалоидный / Люпин синий безалкалоидный	листья	0,69	0,71	—
	стебли	0,19	—	—
	корни	0,14	—	1,27
	семена	—	—	—
Люпин синий безалкалоидный / Люпин синий алкалоидный	листья	0,32	0,3	—
	стебли	0,12	—	—
	корни	0,16	—	—
	семена	—	—	0,40
Конские бобы / Люпин синий алкалоидный	семена	—	—	0,14
Люпин желтый алкалоидный / Люпин синий алкалоидный	семена незрелые	—	—	0,71

Из данных таблицы видно, что содержание алкалоидов в листьях, стеблях, корнях и семенах алкалоидного люпина, привитого на безалкалоидный в фазе 2—3 пар листьев, было примерно такое же, как и в контроле, т. е. как и в растениях алкалоидного люпина, привитого на алкалоидный. Эти данные также показывают, что основная роль в алкалоидобразовательном процессе у люпина принадлежит надземной части. Под влиянием алкалоидного подвоя происходит некоторое увеличение содержания алкалоидов в сладком привое. Увеличение алкалоидов в безалкалоидном привое можно объяснить передвижением их из алкалоидного подвоя.

Изменение алкалоидности привитых растений в фазе 2—3 пар листьев наблюдается и у растений, привитых во взрослом состоянии. Так, в семенах некоторых вариантов прививок содержалось: в контроле 1,8% (в семенах узколистного алкалоидного люпина, привитого на алкалоидный узколистный);

в комбинации, где привоем являлся люпин узколистный алкалоидный, а подвоем конские бобы, 1,16 и в варианте, где привоем служил люпин узколистный малоалкалоидный, а подвоем люпин узколистный высокоалкалоидный, 0,3%.

Определение содержания алкалоидов в семенах люпина, привитого в фазе бутонизации, показало, что при прививке алкалоидного синего люпина на безалкалоидный синий алкалоидность семян та же, что и в контроле, т. е. как и в семенах алкалоидного люпина. Если же привой безалкалоидный люпин, а подвой алкалоидный, содержание алкалоидов в семенах по сравнению с алкалоидным люпином в 5—6 раз меньше. Наши данные о влиянии подвоя на привой в синтезе и накоплении алкалоидов у привитых растений отличаются от данных М. И. Смирновой-Иконниковой и Б. С. Мошкова (1941). Эти авторы указывают на то, что под действием подвоя безалкалоидный привой становится горьким люпином.

Петерс, Шванитц и Зенгбуш (1956) считают, что синтез алкалоидов люпина не связан с корневой системой. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что основная роль в алкалоидобразовательном процессе принадлежит клеткам надземных частей люпина.

Определение относительного количества и качественного состава алкалоидов у прививок методом хроматографии

Для наблюдения за характером изменения алкалоидов у привитых растений мы определяли также относительное количество и состав алкалоидов путем хроматографии их на бумаге. При этом мы ставили задачу выяснить, как изменяется состав алкалоидов при межвидовых прививках, когда у прививочных компонентов различный химический состав алкалоидов. По сопоставлению интенсивности окраски, ширине полосок алкалоидов на хроматограмме легко также определить и относительное содержание алкалоидов в материале.

Алкалоиды извлекали из измельченного материала эфирохлороформной смесью в присутствии 15%-ного раствора едкого натра и затем переводили в хлористоводородную соль путем многократной промывки эфирохлороформного алкалоидного экстракта 1%-ным раствором соляной кислоты. Для всех вариантов брали одинаковую навеску материала и экстракт алкалоидов доводили до одинакового объема.

Для каждой хроматограммы брали 2 *г* материала. Солянокислый раствор алкалоидов выпаривали до 3 *мл*. На полоску хроматографической бумаги алкалоидного раствора наносили вытяжки: из корней прививок в период их бутонизации 0,1 *мл*, из корней в конце вегетации 0,2, из листьев, взятых

в фазе бутонизации, 0,06, из листьев в период цветения 0,1, из стеблей 0,1, из семян варианта люпин горький — бобы 0,06 и из семян остальных вариантов 0,04 *мл*. Продолжительность экспозиции кружков с нанесенным алкалоидсодержащим экстрактом 18—21 *час*. Хроматографическое разделение прово-

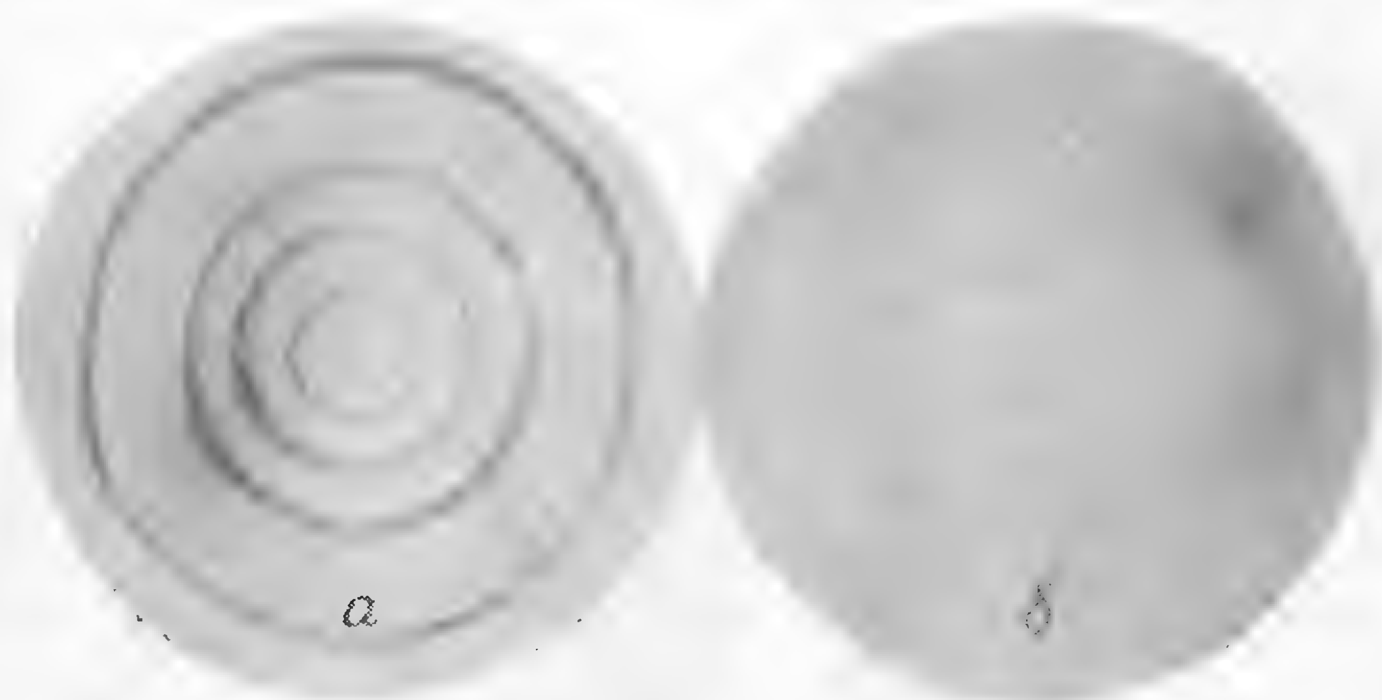


Рис. 36. Хроматограмма алкалоидов листьев привитых растений. Прививка в фазе 2—3 пар листьев:

а — люпин синий алкалоидный / люпин синий безалкалоидный;
б — люпин синий безалкалоидный / люпин синий алкалоидный

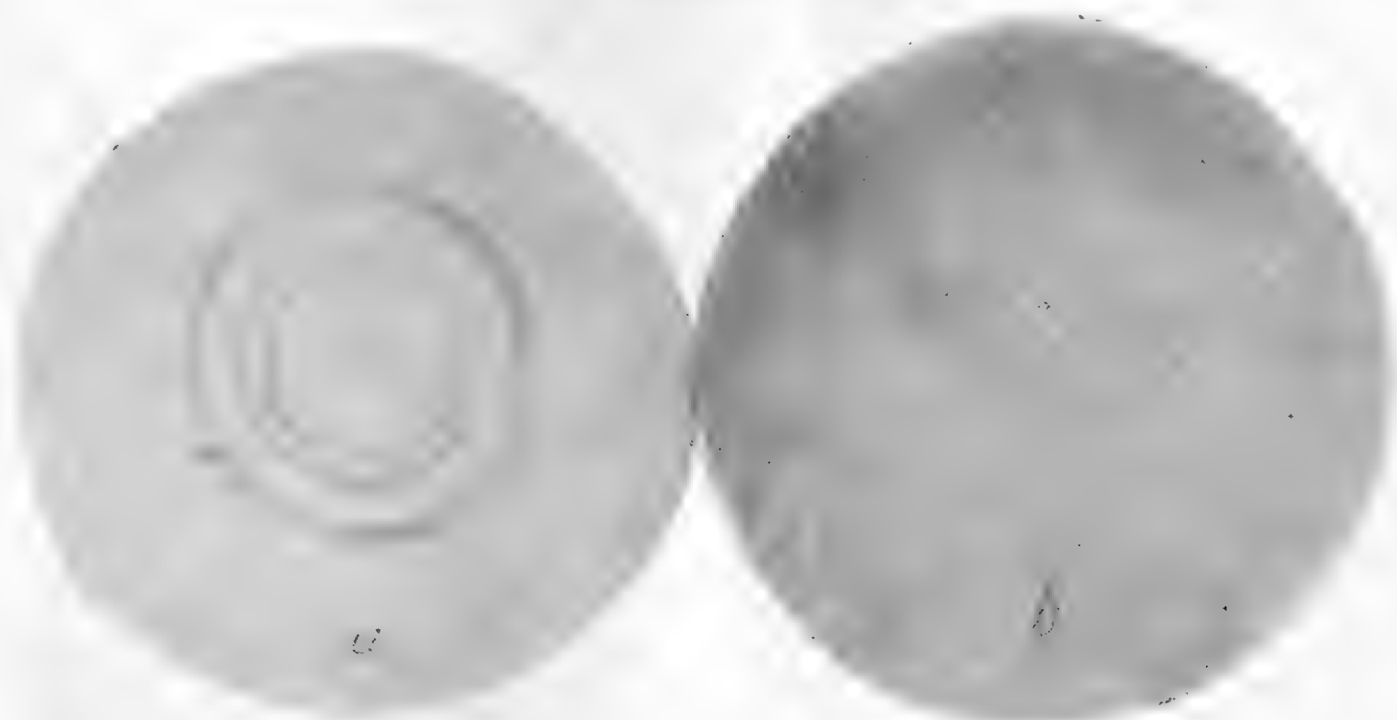


Рис. 37. Хроматограмма алкалоидов семян привитых растений. Прививка в фазе 2—3 пар листьев:

а — люпин синий алкалоидный / люпин синий безалкалоидный;
б — люпин синий безалкалоидный / люпин синий алкалоидный

дилось с помощью системы растворителей — изобутанол, насыщенный водой, и крепкая соляная кислота в отношении 100 : 2.

Сопоставление полученных хроматограмм (рис. 36—42) по вариантам прививок показывает, что большее относительное

количество алкалоидов в листьях и других частях растения накапливается в случае, когда привоем является высокоалкалоидный люпин, а подвоем безалкалоидный. Если же подвоем служил алкалоидный сорт, а привоем безалкалоидный, количество алкалоидов в листьях было значительно меньше, чем

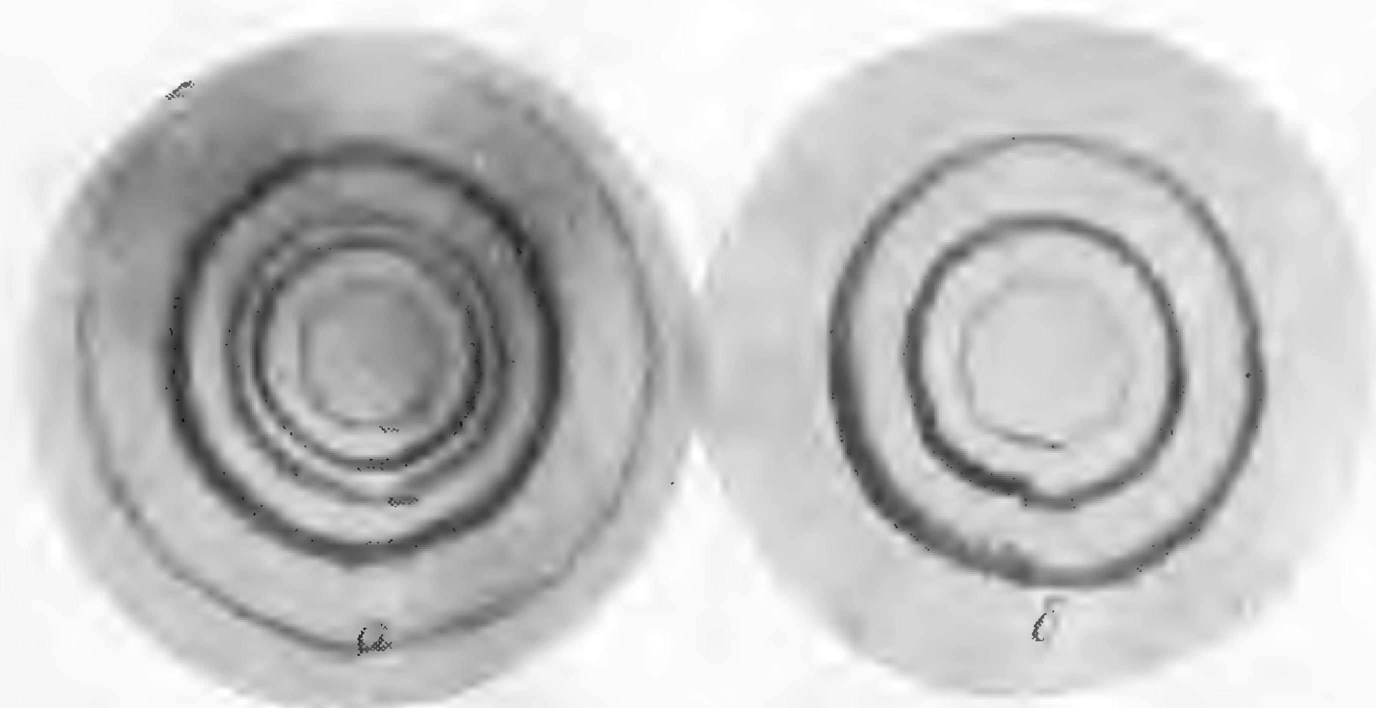


Рис. 38. Хроматограмма алкалоидов привитых растений. Прививка в фазе 2—3 пар листьев:

а — $\frac{\text{люпин синий алкалоидный}}{\text{люпин желтый алкалоидный}}$;

б — $\frac{\text{люпин желтый алкалоидный}}{\text{люпин синий алкалоидный}}$

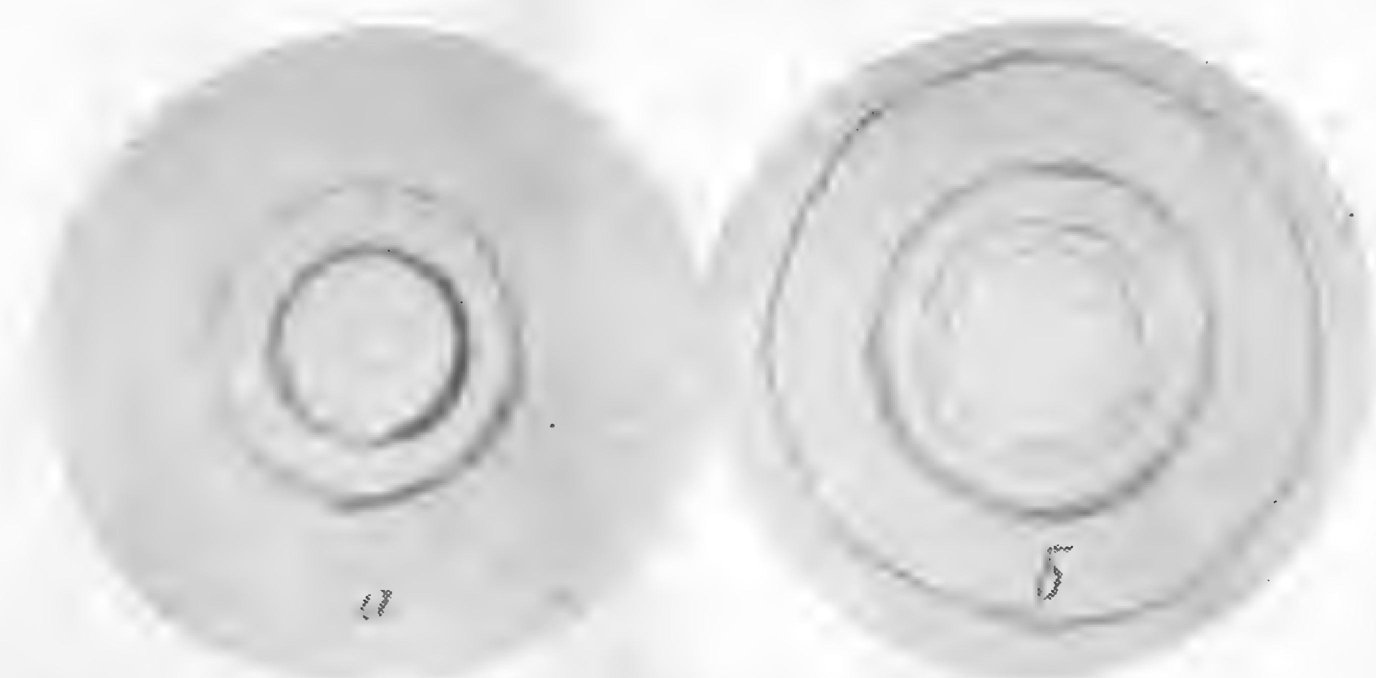


Рис. 39. Хроматограмма алкалоидов привитых растений. Прививка в фазе 2—3 пар листьев:

а — $\frac{\text{люпин желтый алкалоидный}}{\text{люпин синий алкалоидный}}$;

б — $\frac{\text{люпин синий алкалоидный}}{\text{люпин желтый алкалоидный}}$

в контроле, т. е. чем в прививках горького люпина, привитого на горький. То же самое наблюдалось и у прививок люпина с конскими бобами.

Результаты анализа качественного состава алкалоидов листьев и семян при межвидовых прививках желтого и синего

люпинов, отличающихся между собой по химическому составу алкалоидов, показали, что в прививках содержатся прежде всего алкалоиды, свойственные привойному компоненту люпина. Если привоем служил желтый люпин, в листьях и семенах прививок алкалоидный комплекс был свойствен желтому



Рис. 40. Хроматограмма алкалоидов привитых растений. Прививка в фазе бутонизации:

а — люпин синий алкалоидный / люпин синий безалкалоидный ;

б — люпин синий безалкалоидный / люпин синий алкалоидный



Рис. 41. Хроматограмма алкалоидов привитых растений. Прививка в фазе 2—3 пар листьев:

а — конские бобы / люпин синий алкалоидный ;

б — люпин синий алкалоидный / конские бобы

люпину. Правда, при прививках в фазе бутонизации в семенах появлялись новые, не свойственные привойному компоненту алкалоиды, поступившие в семена, по-видимому, из подвоя. Хроматографический анализ показал, что появившийся на хроматограмме алкалоид соответствует основному алка-

лоиду привойного компонента. Если в качестве привоя был взят синий люпин, а в качестве подвоя желтый, то в листьях и семенах прививок качественный состав алкалоидов был свойствен синему люпину.



Рис. 42. Хроматограмма алкалоидов привитых растений. Прививка в фазе бутонизации:

а — конские бобы / люпин синий алкалоидный;

б — люпин синий алкалоидный / конские бобы

ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ ЛЮПИНОВОГО РАСТЕНИЯ В БИОСИНТЕЗЕ АЛКАЛОИДОВ С ПОМОЩЬЮ РАДИОАКТИВНОГО УГЛЕРОДА

Данные опытов с прививками показали, что основная роль в биосинтезе алкалоидов у люпина принадлежит привою, т. е. надземной части растения. Однако детальное выяснение локализации алкалоидобразовательного процесса в тканях растений методом прививок затруднительно. В последнее время для изучения биосинтеза алкалоидов и выяснения их роли в обмене веществ используют соединения с мечеными атомами и прежде всего с радиоактивными атомами.

Мы совместно с М. Т. Годневой и А. А. Масько (1959) изучали роль отдельных органов люпина в синтезе алкалоидов с помощью C^{14}. С этой целью была проведена большая серия опытов по включению радиоизотопа углерода в алкалоиды. Последний вводился в растение через корни, стебли и листья в виде раствора $NaHC^{14}O_3$ и $C^{14}O_2$.

Опыты проводились в лабораторных условиях в стеклянных сосудах под большими стеклянными колпаками, в вегетационном домике и в специальной газовой камере. Были взяты растения разного возраста синего, желтого, многолетнего, белого и изменчивого люпинов. Растения выращивались в поле, затем их переносили на 5 суток в стеклянные сосуды

с питательной смесью Кнопа с радиоактивностью 50 *мккюри* на 100 *мл* смеси. При этом в одном случае растения были с корнями, в другом — корни отрезались. В дальнейшем растения убирали, высушивали, размалывали и эфирохлороформной смесью в присутствии раствора едкого натра извлекали алкалоиды; после перевода в 1%-ный раствор соляной кислоты алкалоиды осаждались кремневольфрамовой кислотой.

Результаты определения радиоактивности листьев и кремневольфрамата алкалоидов (табл. 48) показали, что радиоактивный углерод из раствора ($NaHC^{14}O_3$) включается как через корни, так и через стебли.

Таблица 48

Радиоактивность тканей и кремневольфрамата алкалоидов целого растения люпина и без корней

Вариант опыта	Часть растения	Ткани растения		Кремневольфрамат алкалоидов	
		толщина препарата, *мг/см²*	активность, *имп/мин*	толщина препарата, *мг/см²*	активность, *имп/мин*
Люпин желтый в фазе бутонизации (с корнями)	листья	—	—	18,5	7,5
Люпин желтый в фазе бутонизации (без корней)	листья	—	—	18,5	7,8
Люпин синий в фазе 7 пар листьев (с корнями)	листья	31	146	33	34
Люпин синий в фазе 7 пар листьев (без корней)	листья	31	125	33	20
Люпин синий в фазе 7 пар листьев (с корнями)	корни	31	251	30	5
Люпин синий в фазе бутонизации (без корней)	листья	18,5	98,5	18,5	13
Люпин белый в фазе бутонизации (корни, отрезанные от стеблей)	корни	31	212	—	—
Люпин белый в фазе бутонизации (без корней)	листья	16	272	19	44,3

Радиоактивность кремневольфрамата алкалоидов из листьев целых растений и из листьев растений без корней мало отличается друг от друга, что свидетельствует о незначительной роли корневой системы люпина в биосинтезе алкалоидов. Кроме того, несмотря на относительно высокую радиоактивность тканей корня, полученный из них кремневольфрамат алкалоидов имел малую радиоактивность. По-видимому, радиоактивность алкалоидов из корней обусловлена передвижением их туда из надземных органов. Однако для выяснения вопроса, синтезируются ли алкалоиды в тканях корневой системы или же поступают в них из надземных частей, необходимы опыты с изолированными корнями. К сожалению, из-за

недостатка материала и малой концентрации алкалоидов в корнях люпина нам не удалось выделить из корней алкалоиды и определить их активность. Ткани же корня, как видно из данных табл. 49, имели высокую радиоактивность.

Сопоставление радиоактивности кремневольфрамата алкалоидов из листьев синего люпина разного возраста показало, что в более молодых растениях активность алкалоидов более высокая, чем в старых. Это говорит о том, что интенсивность образования этих веществ выше в молодых растениях люпина.

Придавая важное значение в синтезе алкалоидов люпина листьям, мы в то же время считаем, что возможно образование алкалоидов в стеблях и других частях растения. Для проверки этого предположения мы провели специальные опыты по включению в алкалоиды C^{14} растений разных видов люпина в фазе цветения и плодоношения.

Для выяснения, происходит ли синтез алкалоидов без корневой системы и листьев, мы поставили опыты со срезанными растениями и удаленными листьями. Контролем служили растения с неудаленными листьями. Растения предварительно выращивались в поле. Затем одни из них были срезаны в фазе цветения, другие в фазе блестящих бобиков. После этого те и другие ставились на 120 *час* (с 1 по 6.VIII) на радиоактивную питательную смесь Кнопа с активностью 50 *мккюри* на 100 *мл* раствора. Далее растения были убраны и по вариантам опыта у них определена радиоактивность тканей и кремневольфрамата алкалоидов. В результате было выяснено (табл. 49), что радиоактивный углерод из раствора включается в алкалоиды всех органов и частей люпинового растения: листьев, стеблей, цветков, семян и створок бобов. Из тканей разных органов люпина наибольшей радиоактивностью обладали ткани стебля (брали верхнюю часть стебля).

Определение радиоактивности кремневольфрамата алкалоидов, полученных из отдельных частей растения, показало, что наибольшую радиоактивность имели алкалоиды, полученные из стеблей. Удаление листьев, перед тем как ставить растения на радиоактивный раствор, несколько увеличило радиоактивность алкалоидов по сравнению с растениями, у которых листья не удалялись.

Довольно высокая радиоактивность кремневольфрамата алкалоидов, полученных из стеблей люпина с удаленными листьями и без корней, указывает на то, что, кроме листьев, значительное количество алкалоидов синтезируется в тканях стебля. Радиоактивностью обладал также кремневольфрамат алкалоидов, выделенных из цветков, створок бобов и семян. По сравнению со стеблями радиоактивность алкалоидов этих органов была ниже, но выше, чем радиоактивность алкалоидов из листьев. Радиоактивность алкалоидов в органах пло-

Таблица 49

Радиоактивность тканей и кремневольфрамата алкалоидов разных органов и частей люпина

Вариант опыта	Части растения	Навеска материала, *мг/см²*	Активность, *имп/мин*	Навеска кремневольфрамата алкалоидов, *мг/см²*	Активность, *имп/мин*
Люпин многолетний с листьями	листья	26,5	160,2	26,5	10
	стебли	31,7	1415	40,5	200
	цветки	16,8	347	21,1	28
Люпин многолетний без листьев	стебли	31,1	2380	40,5	203
	цветки	13,6	678	17,5	27
Люпин изменчивый с листьями	листья	43	77	40	12
	стебли	32	685	40	103
	цветки	33	175	42,8	14
Люпин изменчивый без листьев	стебли	31,5	1267	42,2	475
	цветки	30,6	1601	42,8	56
Люпин синий с листьями	листья	13,8	103	13,8	7
	стебли	32,3	882	38,4	82
	створки бобов	31,1	312	40,0	24
	семена	31,6	309	40,6	8
Люпин синий без листьев	стебли	31,1	1250	40	107
	створки бобов	32,2	159	40,5	11,5
	семена	32,9	707	40,6	6

доношения можно объяснить передвижением алкалоидов из других органов, прежде всего из листьев и стеблей. Однако для доказательства этого положения необходимы дополнительные опыты по включению меченых атомов, в частности изотопа углерода, в изолированные органы с последующим определением радиоактивности выделенных из них алкалоидов.

Опыты по включению C^{14} через листья проводились в специальной плексигласовой камере. Растения, предварительно выращенные в поле, помещали в стеклянные цилиндры с питательным раствором Кнопа и затем в стеклянную камеру с $C^{14}O_2$. Одни растения были с корнями, а у других, перед тем как поставить растения в камеру, корни отрезали. Для получения $C^{14}O_2$ в камеру ставился сосуд с $BaC^{14}O_3$. Углекислый барий разлагался с помощью молочной кислоты. Активность $C^{14}O_2$ в камере около 2,5 *млкюри*. Чтобы растения не испытывали голодания в углеродном питании, камера насыщалась CO_2 путем разложения нерадиоактивного углекислого бария из расчета общего количества углекислоты в камере около 1%. Для опыта брали белый и узколистный люпины.

Продолжительность опыта до 144 *час*. В дальнейшем определяли радиоактивность тканей и кремневольфрамата алкалоидов из них. Как и в предыдущих опытах (табл. 50), было отмечено, что корневая система люпина не имеет исключительного значения для биосинтеза алкалоидов. Радиоактивность выделенных алкалоидов из растений с корнями и из растений без корней почти не отличалась.

Таблица 50

Удельная радиоактивность алкалоидов белого и узколистного люпинов при введении $C^{14}O_2$ через листья

Вариант опыта	Радиоактивность, *имп/мин*			
			кремневольфрамата алкалоидов	
	листья	стебли	листья	стебли
Белый люпин с корнями	4709	9797	789,5	1292
Белый люпин без корней	5483	11950	871,4	1355
Узколистный люпин с корнями	5014	9610	1275,2	1944
Узколистный люпин без корней	5214	9733	1155,7	1762

Сопоставление активности листьев и кремневольфрамата алкалоидов из них при введении C^{14} в виде раствора углекислого натрия через стебли, корни и в виде газообразной $C^{14}O_2$ через листья показало, что в последнем случае активность листьев и полученных из них алкалоидов выше, чем в случае, если C^{14} вводится в растение в виде раствора соды через корни или стебли.

Сравнение радиоактивности кремневольфрамата алкалоидов, полученных из растений, находившихся разное время в атмосфере $C^{14}O_2$, выявило, что активность алкалоидов люпина зависит от времени нахождения его в атмосфере с радиоактивным $C^{14}O_2$. Активность кремневольфрамата алкалоидов возрастает с увеличением продолжительности нахождения растений в атмосфере $C^{14}O_2$ (табл. 51). Например, радиоактивность кремневольфрамата алкалоидов при 28-часовой экспозиции была в 10—11 раз выше, чем при 6-часовой.

Аналогичная зависимость между продолжительностью нахождения растений на радиоактивном растворе и радиоактивностью алкалоидов обнаружена Г С. Ильиным (1955) для алкалоидов табака. Изучая скорость биосинтеза никотина в растениях табака, Г С. Ильин наблюдал прямую зависимость радиоактивности никотина и активность тканей табака от времени нахождения последнего на растворе с радиоактивным бикарбонатом натрия.

Таблица 51

Радиоактивность тканей и кремневольфрамата алкалоидов при различном нахождении в $C^{14}O_2$

Вариант опыта	Продолжительность опыта, *час*	Ткани листа		Кремневольфрамат алкалоидов	
		навеска, *мг/см²*	активность, *имп/мин*	навеска, *мг/см²*	активность, *имп/мин*
Люпин синий в фазе 6—7 пар листьев	6	12,2	8140	12,2	77,4
Люпин синий в фазе 6—7 пар листьев	28	12,2	8298	12,2	841
Люпин белый	28	12,2	6664	12,2	202

Для выяснения места образования алкалоидов в надземной части люпина с помощью $C^{14}O_2$ мы провели также опыты по включению $C^{14}O_2$ в различные его части. Растение разделяли на три равные части (ярусы): верхнюю, среднюю и нижнюю и ставили в камеру с радиоактивной углекислотой. Результаты этого опыта (табл. 52) показали, что интенсивность синтеза алкалоидов в листьях различных ярусов и частях стебля неодинакова. Радиоактивность алкалоидов увеличивается от основания к верхушке растения, указывая на то, что наиболее сильное образование алкалоидов происходит в молодых, растущих листьях и стеблях.

Таблица 52

Удельная радиоактивность алкалоидов разных частей узколистного люпина после включения в них $C^{14}O_2$

Часть растения	Радиоактивность, *имп/мин*	
	тканей	кремневольфрамата алкалоидов
Верхняя		
Листья	3079	397
Стебли	4206	865
Средняя		
Листья	1444	138,4
Стебли	2879	300,7
Нижняя		
Листья	1520	19
Стебли	1428	—

Опыты Бирецкой, Шкларек и Мазан, а также Бирецкой, Нальборчик и Себилы (1960) также показали, что люпин белый (*L. albus*) и люпин желтый (*L. luteus*) способны синтезировать алкалоиды без корневой системы в не меньших количествах, чем растение с корнями. При включении в алкалоиды C^{14} через листья у срезанных растений желтого люпина наибольшая радиоактивность обнаружена в стеблях. В листьях желтого люпина без корня между 3 и 10 днями опыта количество люпинина уменьшалось, а спартеина увеличивалось, что, возможно, связано с превращением первого во второй. На основании полученных данных авторы считают, что в желтом и белом люпинах процесс биосинтеза алкалоидов не зависит от корня.

ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ БЕЛКОВЫХ ВЕЩЕСТВ В ЛЮПИНЕ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ПРОИЗРАСТАНИЯ

СОДЕРЖАНИЕ И ДИНАМИКА БЕЛКОВЫХ ВЕЩЕСТВ У РАЗНЫХ ВИДОВ И СОРТОВ ЛЮПИНА

Характерной физиологической особенностью люпина является высокая азотфиксирующая способность его превращать атмосферный азот в белковые и другие органические вещества, наличие которых и определяет ценность люпина. Содержание белковых веществ в люпине обусловлено как биологическими особенностями отдельных его видов, разновидностей и сортов, так и условиями произрастания. Среди видового и сортового разнообразия люпина имеются виды, разновидности и сорта которого накапливают большое количество белка. Одновременно между отдельными видами, разновидностями и сортами люпина существуют различия как в количественном содержании белковых веществ, так и в качественном их составе.

Согласно литературным данным, содержание белковых веществ в семенах разных видов люпина колеблется от 24,5 до 61%. Однако у большинства видов и форм люпина, получивших наиболее широкое распространение, содержание их в семенах находится в пределах 34—48%.

Содержание и свойства белков люпина больше изучены у алкалоидных форм, а у малоалкалоидных сортов они полностью еще не выяснены, так как последние выведены недавно.

Мы изучали содержание, динамику накопления белков и их природу у различных видов и сортов люпина. При этом прежде всего пытались дать характеристику кормовым сортам.

Желтый и узколистный люпины выращивались в одинаковых полевых условиях на дерново-подзолистой среднеоподзоленной супесчаной почве. Сорта люпина желтого Вейко 3, Гюльцевский, Скороспелый 5 были получены от Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур при Мини-

стерстве сельского хозяйства СССР, а сорт Пшебендовский белый — из Института растениеводства Польской академии наук.

Общее содержание белковых веществ в семенах сортов желтого люпина варьировало от 39 до 43,7% (табл. 53), а в семенах сортов узколистного люпина — от 30,8 до 32%. Значительные различия в количестве белков обнаружены и у белого люпина (28,1—37,5%).

Неодинаковое содержание белковых веществ и алкалоидов у сортов кормового люпина свидетельствует о различной цен-

Таблица 53

Содержание белковых веществ в семенах разных видов и сортов люпина

Люпин	Содержание белковых веществ в % на абсолютно сухое вещество
Желтый кормовой сорт Вейко	42,2
Желтый кормовой сорт 6	42,7
Желтый кормовой белосемянный беняконский	41,1
Желтый кормовой сорт Боец	40,5
Желтый кормовой носовский белосемянный	39,0
Желтый кормовой пестрозерный сорт 3	39,0
Желтый кормовой быстрорастущий 4	39,5
Желтый кормовой сорт 1	39,5
Узколистный кормовой сорт 88	32,0
Узколистный кормовой сорт 155	31,7
Узколистный кормовой сорт 2	30,8
Желтый кормовой Гюльцевский	42,0
Желтый кормовой Вейко 3	41,0
Желтый белорусский кормовой	43,8
Желтый кормовой скороспелый 5	42,8
Желтый кормовой Горденяй	44,8
Многолетний	40,1
Белый из Венгрии	36,5
Белый сорт Нерквелл	38,2
Белый сорт Крафтквелл	34,3
Белый Снежинка	37,5
Мохнатый	21,9
Аридный	39,3
Украшенный	38,7
Бело-красный (альбококцинеус)	34,7
Элегантный	38,1
Гибридный	38,4
Сходный	38,7
Приятный	30,2
Ручейный	26,0
Волосистый	25,0
Опушенный	37,9
Карликовый	38,7
Изменчивый	39,0

ности их. Белый люпин выращивался в разных климатических условиях, что, очевидно, сказалось на содержании в нем белка. Высеянные же его образцы на территории Ботанического сада АН БССР не вызрели, и мы не имели возможности получить материал из одинаковых условий произрастания.

Мы определяли также содержание белковых веществ у некоторых сортов желтого, белого и узколистного малоалкалоидных люпинов в зеленой массе. Растения выращивались на супесчаной подзолистой почве в БССР Анализ проведен в начале цветения люпина. Установлено (табл. 54), что заметной разницы в содержании протеина в зеленой массе внутри вида не существует. В начале цветения растений разница в количественном содержании белковых веществ мало заметна даже между видами (желтый, белый и узколистный люпины). Например, если содержание белка в семенах этих видов колебалось от 28 до 45%, то в зеленой массе оно не превышало 1—2%.

Таблица 54

Содержание протеина в зеленой массе некоторых сортов желтого и белого малоалкалоидных люпинов в начале цветения

Люпин	Содержание протеина в % на сухое вещество
Желтый Белорусский 6	17,95
Желтый Гюльцевский	17,89
Желтый Быстрорастущий 4	18,8
Желтый Вейко 3	17,6
Узколистный кормовой 88	22,7 (перед началом цветения)
Узколистный кормовой 2	16,8
Белый Крафтквелл	16,3
Белый Нерквелл	18,54
Белый Чилагфюрт	16,58

Содержание белковых веществ в люпине зависит также от места произрастания и от метеорологических условий. Как показывают исследования, из всех факторов внешней среды наибольшее влияние на накопление белковых веществ оказывают почвенно-климатические условия.

Мы провели сравнительное определение содержания белковых веществ у разных видов и сортов люпина, выращенных в различных почвенно-климатических условиях Советского Союза. В результате выяснено (табл. 55), что содержание белковых веществ у сортов желтого люпина, произраставших в разных почвенно-климатических условиях Советского Союза, колебалось от 40 до 46,5%.

Количество белков в люпине, выросшем в южных районах, выше, чем в люпине, произраставшем в более северных широтах. Нередко и в близко расположенных пунктах наблюдаются различия в накоплении белковых веществ у разных сортов и даже у одного и того же сорта. Так, на одном участке у желтого люпина (сорт Быстрорастущий 4) было 43,9% белка, а на другом — 48%. Этот факт можно объяснить различными

Таблица 55

Влияние почвенно-климатических условий на содержание белковых веществ в желтом люпине, %

Место произрастания	Сорт					
	Быстрорастущий 4		Носовский белосемянный		Вейко	
	сырой протеин	белок	сырой протеин	белок	сырой протеин	бело
Вильнюсский сортоучасток (Литовская ССР)	47,7	44,46	55,46	44,46	49,8	43,7
Черниговский сортоучасток (Черниговская обл.)	43,9	41,9	47,50	42,46	—	—
Сторожицкий сортоучасток (Черниговская обл.)	48,05	46,45	45,03	42,5	—	—
Большесельский госсортоуч (Ярославская обл.)	41,9	40,51	—	—	—	—
Малоярославский госсортоучасток (Калужская обл.)	45,06	41,66	47,43	41,66	—	—
Новозыбковская опытная станция (Брянская обл.)	43,5	40,75	–	—	—	—
Глуховский госсортоучасток (Сумская обл.)	—	—	43,94	41,6	—	—
Яворский госсортоучасток (Львовская обл.)	—	—	48,05	43,0	—	--
Кобринский сортоучасток (Брестская обл.)	—	—	—	—	45,8	42,0
Лисецкий госсортоучасток (Ивано-Франковская обл.)	—	—	—	—	46,8	44,0

генотипическими и физиологическими особенностями сорта и разными условиями почвенного питания растений.

Изменчивость количественного содержания белковых веществ в люпине в зависимости от географических условий его произрастания изучалась Н. Н. Ивановым, М. Н. Лавровой (1931), Хейзером, Гильомом и другими исследователями. Ими также установлено, что в более влажных и холодных районах процентное содержание белка в растениях люпина ниже, чем в южных районах. При этом не все сорта люпина в одинаковой степени реагируют на изменение почвенно-климатических факторов. Наблюдаются случаи, когда содержание белка в люпине, произраставшем в разных климатических районах, почти одинаково. В то же время имеются факты, когда в рядом расположенных пунктах содержание белковых веществ различно. Н. Н. Иванов это явление объясняет прежде всего различной кислотностью почвенного раствора, оказывающего большое влияние на развитие люпина и на деятельность азотфиксирующих бактерий. Для подтверждения своего мнения автор приводит результаты опытов Г В. Лопатиной (1935),

которая установила, что количество азота у растений люпина, семена которого перед посевом заражались клубеньковыми бактериями, было в 10—13 раз больше, чем у неинокулированных экземпляров.

НАКОПЛЕНИЕ БЕЛКОВЫХ ВЕЩЕСТВ В ЛЮПИНЕ В ПРОЦЕССЕ ЕГО РОСТА И РАЗВИТИЯ

Д. Н. Прянишников (1922) изучал закономерности превращения белковых веществ во время прорастания семян. При этом он установил, что при распаде белковых веществ в процессе метаболизма в них образуется большое количество аспарагина — основного продукта, связывающего азот в результате превращения белковых веществ в процессе прорастания семян.

Микай (1931) опубликовал результаты своих исследований над изменением количественного содержания белковых веществ во время роста и развития проростков и молодых растений белого люпина. Он показал, что в первые дни развития в молодом растении происходит резкое падение растворимых белковых веществ. В семенах белого люпина к 8-му дню прорастания количество белка уменьшается примерно в 3 раза, к 18-му дню развития оно доходит до минимума.

М. И. Смирнова-Иконникова (1938) отмечает, что наибольшее количество азота в листьях люпина накапливается к моменту цветения, затем в процессе дальнейшего развития растений происходит быстрое его снижение.

Изучая накопление азота в синем люпине в течение вегетационного периода, Г В. Лопатина (1935) показала, что его накопление в значительной степени зависит от того, были ли заражены семена люпина клубеньковыми бактериями или нет. Согласно ее данным, при заражении семян клубеньковыми бактериями максимум накопления белковых веществ в синем люпине отодвигается к более позднему сроку развития, чем у растений, не прошедших перед посевом инокуляцию (табл. 56).

Гильом (1930), исследуя накопление азотистых веществ у изменчивого люпина, пришел к выводу, что уменьшение азота у этого вида люпина начинается еще до цветения. Я. С. Левин (1947) сообщает, что в надземной массе растений многолетнего люпина (в средней пробе листьев и стеблей, вместе взятых) наиболее высокое содержание протеина наблюдается в самый ранний период развития, а затем в процессе вегетации количество протеина все время убывает. Содержание же клетчатки, наоборот, в ранний период развития растений увеличивается (табл. 57).

Таблица 56

Содержание азота в листьях, стеблях и корнях синего люпина (в % на сухое вещество) при посеве зараженными и незараженными семенами

Вариант опыта	Части растения	Возраст в днях				
		14	21	42	63	84
Без заражения	листья	2,77	2,93	2,32	1,91	1,65
	стебли	—	—	0,83	0,76	0,57
	корни	1,23	1,25	0,87	0,69	0,72
Заражение клубеньковыми бактериями	листья	3,28	3,12	4,35	4,80	3,66
	стебли	—	—	1,67	1,65	1,20
	корни	2,44	2,52	2,87	2,34	1,97

Таблица 57

Содержание протеина и клетчатки в многолетнем люпине в разные сроки укоса

Дата укоса	% протеина в абсолютно сухом веществе		% клетчатки в абсолютно сухом веществе
	растения 2-го года жизни	растения 8-го года жизни	растения 2-го года жизни
11.V	34,18	32,68	—
24.V	28,43	33,31	13,30
30.V	22,81	26,00	—
10.V	19,62	18,87	19,45
20.VI	14,27	18,06	—
29.VI	12,84	17,96	24,55
10.VII	12,50	14,50	24,50

Интересные данные по накоплению протеина в различных частях растений многолетнего люпина приводит А. М. Демьянович (1954). Он отмечает, что во всех органах многолетнего люпина более высокое содержание азотистых веществ накапливается в начале вегетации. Лишь в клубеньках процентное содержание азота по мере роста и развития люпина не снижается, а увеличивается (табл. 58).

Мы наблюдали за изменением общего и белкового азота в желтом и узколистном люпинах в процессе его онтогенеза. Азот определяли по методу Кьельдаля с осаждением белков по методу Барнштейна. Результаты этого определения показали, что процентное содержание общего и белкового азота в листьях узколистного и желтого люпинов на протяжении всего периода вегетации мало изменяется (табл. 59, 60). При расчете же азота и белковых веществ на все растение получаются иные результаты. Процентное содержание общего и белкового азота в узколистном люпине уменьшается от моло-

Таблица 58

Содержание общего азота и сырого протеина в многолетнем люпине в % на сухое вещество

Фаза развития	Надземная масса		Центральный стебель		Листья		Корень		Клубеньки	
	азот	сырой протеин	азот	сырой протеин	азот	сырой протеин	азот	сырой протеин	азот	сырой протеин
1-й год жизни:										
розетка	2,52	13,85	—	—	—	—	2,04	11,22	—	—
2-й год жизни:										
розетка	2,70	14,85	1,10	6,05	4,20	23,20	2,00	11,00	4,50	24,80
цветение	2,42	13,45	1,02	5,5	3,81	21,0	2,10	11,10	4,60	25,35
полная спелость	1,92	11,50	0,90	4,95	3,26	17,90	1,45	7,95	4,30	23,60
3-й год жизни:										
розетка	2,51	13,90	1,20	6,60	4,70	26,0	1,77	9,75	4,30	23,60
цветение	2,20	12,10	0,91	5,00	4,10	22,60	1,42	7,80	4,42	24,40
полная спелость	1,89	10,40	0,70	3,86	3,56	19,50	1,30	7,15	4,95	27,30
4-й год жизни:										
розетка	3,30	18,20	1,40	7,70	5,4	29,10	2,00	11,00	4,00	22,00
цветение	2,44	19,40	1,20	6,60	5,00	27,50	1,50	8,25	4,15	22,80
полная спелость	2,31	12,70	0,77	4,23	4,30	29,60	1,19	6,20	3,90	26,60

Таблица 59

Содержание общего и белкового азота (в % на сухое вещество) в вегетативной массе узколистного кормового люпина (сорт 155) на разных фазах его развития

Фаза развития	Общий азот			Белковый азот			Белок		
	листья	корни	все растение	листья	корни	все растение	листья	корни	все растение
Начало стеблевания (17-й день после посева)	—	—	5,000	—	—	4,384	—	—	24,99
Стеблевание	—	—	4,792	—	—	3,961	—	—	22,58
Стеблевание боковых побегов	—	—	4,300	—	—	3,651	—	—	20,81
Бутонизация	5,202	—	3,614	4,669	—	3,355	26,61	—	19,12
»	—	—	3,493	—	—	3,236	—	—	18,44
Начало цветения	—	—	3,619	—	—	3,178	—	—	18,11
Цветение	5,251	1,548	3,369	4,582	1,396	3,088	26,12	7,95	17,59
»	—	1,179	—	—	1,210	—	—	6,90	—
»	5,329	—	3,341	4,903	—	2,592	27,94	—	14,77
Конец цветения	—	1,631	3,228	—	1,247	2,570	—	7,11	14,65
Созревание бобов	5,842	1,279	3,209	5,245	—	1,927	29,00	—	10,98
» »	—	0,841	—	—	0,764	—	—	4,35	—
»	—	—	2,812	4,537	—	2,500	25,86	—	14,25
»	—	1,292	—	—	1,086	1,828	—	6,19	10,41
»	—	—	—	—	—	1,232	—	—	—

Таблица 60

Накопление общего и белкового азота в желтом малоалкалоидном люпине в период вегетации

Дата взятия проб	Фаза развития	Исследуемая часть	Содержание (в % на сухое вещество)	
			сырого протеина	белка
24.VI	стеблевание	лист	27,83	—
		все растение без корней	22,70	—
		с корнями	21,88	—
15.VII	перед бутонизацией	лист	30,65	25,01
		все растение без корней	25,16	22,09
		с корнями	27,16	22,05
	бутонизация	лист	33,50	28,95
		все растение без корней	25,43	20,42
		с корнями	26,07	20,67
	начало цветения	лист	28,32	25,61
		все растение без корней	23,19	20,47
		с корнями	22,97	18,27
6 VIII	полное цветение	лист	28,46	25,22
		все растение без корней	19,11	16,40
		с корнями	19,55	17,22
17.VIII	после цветения	лист	23,82	23,82
		все растение без корней	16,56	15,79
		с корнями	17,75	—

дого к более зрелому состоянию. Это явление можно объяснить изменением в процессе роста и развития люпина соотношения между весом листьев и весом стеблей в сторону увеличения веса стеблей. Относительное увеличение веса стеблей, в которых содержание общего и белкового азота меньше, чем в листьях, естественно, уменьшает процентное содержание белковых веществ при расчете на целое растение.

Количество общего и белкового азота в корневой системе узколистного люпина с начала цветения и до конца вегетации уменьшается незначительно. Если, например, содержание общего и белкового азота в корневой системе узколистного люпина в начале цветения принять за 100%, то к концу вегетации оно составит 75—80%.

Другая закономерность в накоплении белковых веществ наблюдается в растениях желтого люпина. Из табл. 61 видно, что максимальное количество белковых веществ накапливается к началу цветения. В дальнейшем оно некоторое время

остается примерно на одном уровне, а затем с наступлением цветения все время уменьшается.

Как показывают результаты исследования ряда ученых, значительные потери белковых веществ, связанные с актом репродукции, отмечаются и у других культур. Так, за время цветения у вики и клевера потери этих веществ составляют около 25%, люцерны 20—30, тимофеевки, костра, пырея бескорневищного 15—30%. При этом за период цветения разрушаются наиболее легкорастворимые и легкоусвояемые формы белков, вследствие чего коэффициент переваримости их, как и растительного корма в целом, снижается.

Таблица 61

Содержание общего и белкового азота в целом растении желтого кормового люпина на разных фазах его развития

Дата взятия проб	Фаза развития	Содержание (в % на сухое вещество)	
		сырого протеина	белка
7.VI	стеблевание	23,70	19,89
14.VI	появление боковых побегов	25,25	21,62
21.VI	стеблевание	26,77	21,67
28.VI	бутонизация	25,37	18,04
5.VII	цветение	25,46	20,88
13.VII	»	25,34	22,81
27.VII	созревание бобов	19,12	13,28
3.VII	»	17,99	13,45
3.VIII	»	18,06	16,01
10.VIII	»	17,34	14,20
16.VIII		12,10	14,99
16.VIII		13,77	13,04

Причиной уменьшения белковых веществ в растениях люпина является превращение белков, связанное с актом репродукции и передвижением их из вегетативных органов в репродуктивные. Во время цветения растения белковые вещества служат источником энергии, необходимым для акта репродукции. У люпина потери белковых веществ за период цветения составляют 10—17% к уровню накопления их к началу цветения.

Фракционный состав белков разных видов люпина. Данные о фракционном составе белков люпина разноречивы. Причина этого, по-видимому, заключается в недостаточном количестве исследованных видов и сортов люпина, в различной методике, применявшейся авторами для извлечения белков.

Нами с Я. Н. Казанович (1956) исследован состав белков по их растворимости в различных растворителях у 14 сортов люпина, относящихся к 4 видам. Все растения выращивались в одинаковых полевых условиях. Лишь семена белого люпина (сорт Пшебендовский) были получены из Польши. Кроме исследования семян, велись наблюдения за изменением форм белков по их растворимости в листьях желтого малоалкалоидного люпина в процессе его роста и развития.

Белки из муки семян люпина извлекали путем последовательной обработки материала дистиллированной водой,

10%-ным раствором хлористого натрия и 0,2-%ным раствором едкого натрия. Для анализа брали 2,5 *г* навески воздушно-сухой муки и тщательно растирали в фарфоровой ступке со стеклянным порошком с небольшим количеством воды. Затем массу переносили в колбу Эрленмейера емкостью 100 *мл*, добавляли воду (отношение количества воды к навеске 12 1), и белок экстрагировался на механической качалке 15 *мин*. Затем осадок отделяли на центрифуге и полученный раствор белка через ватный фильтр сливали в мерную колбу на 100 *мл*. Экстракция водой производилась последовательно 3 раза. Таким же способом извлекали соле- и щелочерастворимые фракции. Каждую вытяжку соответствующим растворителем доводили до 100 *мл*. Количество извлеченного азота во фракции определяли по микрометоду Кьельдаля. В водной вытяжке определяли общий и белковый азот. Белок осаждался по Барнштейну. Результаты исследований представлены в табл. 62, из данных которой видно, что между отдельными видами и сортами люпина существует разница не только в общем содержании белковых веществ, но и в содержании от-

Таблица 62

Состав белков семян разных видов и сортов люпина по растворимости в разных растворителях

Люпин	Водорастворимая фракция		Солерастворимая фракция		Щелочерастворимая фракция	
	содерж. белкового азота в % к извлеч. азоту	содерж. белка в % к сухому весу семян	содерж. белкового азота в % к извлеч. азоту	содерж. белка в % к сухому весу семян	содерж. белкового азота в % к извлеч. азоту	содерж. белка в % к сухому весу семян
Желтый сорт Вейко	35,41	16,10	52,98	22,80	6,84	3,02
Желтый сорт 6 .	25,66	14,36	38,58	26,22	3,43	1,54
Желтый белосемянный беняконский .	31,81	14,00	56,94	25,00	4,56	2,01
Желтый пестрозерный сорт 3	30,91	12,70	55,94	22,80	7,27	3,00
Желтый Носовский белосемянный . .	34,48	13,70	53,16	22,00	5,17	2,50
Желтый сорт Боец . .	31,25	12,83	60,97	25,10	4,03	1,70
Желтый быстрорастущий 4	41,21	—	47,72		4,56	—
Желтый кормовой сорт 1 . .	29,77	12,77	54,77	22,50	9,38	3,75
Узколистный беняконский сорт 88	62,39	30,00	26,02	29,30	3,56	1,70
Узколистный кормовой сорт 2	42,13	13,70	39,95	13,30	7,61	2,60
Узколистный сорт 155	35,80	14,10	43,9	17,90	11,6	—
Белый кормовой сорт Пшебендовский .	35,00	—	41,51	—	4,87	
Многолетний кормовой	35,19	11,90	52,11	17,60	6,26	2,10

дельных фракций. Например, количество водорастворимой фракции белков у отдельных сортов желтого люпина колебалось от 12,7 до 16,1%, у узколистного люпина — от 13,7 до 20,0% от абсолютно сухого веса семян. Если произвести расчет содержания белкового азота водорастворимой части к общему количеству извлеченного азота, то у отдельных сортов желтого люпина оно колеблется от 25,66 до 41,2% и у узколистного люпина — от 35,8 до 62,3%.

Значительно различаются между собой виды и сорта люпина и по содержанию солерастворимой фракции белков. Щелочерастворимая фракция в составе белков семян люпина незначительна и у отдельных сортов варьирует от 2 до 11% от общего количества извлеченных азотистых веществ.

В составе белков всех видов и сортов люпина преобладают солерастворимые белки. В зависимости от вида и сорта солерастворимые белки составляют от 39,25 до 61,1%, или в пересчете на сухое вещество от 13,7 до 26,2% белков от сухого веса семян. Водорастворимая часть белков занимает промежуточное положение и составляет в зависимости от вида и сорта люпина 25,66—42,13%, или 11,9—16,1% от сухого веса семян. Исключением является лишь узколистный люпин Беняконский 88, у которого водорастворимая фракция равна 62,39%, что объясняется, по-видимому, меньшей зрелостью семян этого сорта. Щелочерастворимая фракция у всех видов и сортов не превышает 11% от общего количества извлеченных азотистых веществ, или 1,5—3,75% белка от веса семян.

Если придерживаться классификации белковых веществ по растворимости, то различные их группы в семенах исследованных видов и сортов люпина по количественному содержанию располагаются в следующем порядке: наибольший процент составляют глобулины, затем идут альбумины и наконец глютелины. Однако указанное соотношение белков характерно только для семян люпина. Изучение природы белков листьев желтого люпина на различных фазах его развития показало иную картину. Если в семенах этого вида преобладают солерастворимые белки, то в листьях на всем протяжении вегетации водорастворимые.

В зависимости от фазы развития водорастворимая фракция белковых веществ в листьях желтого люпина составляет 50—89,5% от общего количества извлеченных азотистых веществ (табл. 63). По мере роста и развития люпина количество водорастворимого белка увеличивается, а соле- и щелочерастворимого уменьшается, полностью исчезая к периоду сизых бобиков.

Аналогичная закономерность в изменении соле- и щелочерастворимых белков в листьях наблюдается и у узколистного люпина.

Таблица 63

Растворимость белков в листьях желтого люпина по фазам развития

Фаза развития	Фракции белков в % к извлеченному азоту		
	водная	солевая	щелочная
Бутонизация	50,36	9,12	4,40
Полное цветение растений	75,61	6,10	4,06
Конец цветения	76,32	5,26	3,70
Сизая зрелость бобиков	89,53	0,00	0,00

Определение состава белков в листьях малоалкалоидного узколистного люпина по их растворимости показало, что по мере роста растений количество соле- и щелочерастворимых белков постепенно уменьшается, почти полностью исчезая к концу цветения растений (табл. 64).

Таблица 64

Содержание общего и белкового азота (в % на сухой вес) и состав белков листьев узколистного люпина по растворимости в разных растворителях

Фаза развития	Общий азот	Белковый азот	Фракция		
			водная	солевая	щелочная
Стеблевание (10—12 листьев)	5,17	4,9	2,0	0,32	0,11
Бутонизация	4,7	4,4	1,3	0,26	0,12
Начало цветения	4,7	4,2	1,6	0,20	0,10
Конец цветения	5,0	4,8	1,45	0,03	0
Сизые бобики	5,3	5,0	1,8	0	0

Неринг и Швертфегер (1951) при изучении растворимости белков белого сладкого люпина для экстракции их из семян применяли хлористый натрий и раствор едкого натра. Они указывают, что этими растворителями не все белки были извлечены.

Бенишке, Неринг и Швертфегер для извлечения белковых веществ также применяли 10%-ный раствор хлористого натрия, 0,2%-ный раствор едкой щелочи и 60%-ный спирт. После этого в остатке оставалось до 9% протеина. Следовательно, белки люпина состоят из водорастворимых, соле- и щелочерастворимых. Вместе с тем имеется некоторое количество белков, не переходящих в раствор после обработки указанными растворителями.

Дальнейшие исследования показали, что белки, переходящие в перечисленные растворители, не являются однородными, а представляют собой смесь нескольких компонентов. Так, Вевюровский и Аугустиниак (1956) нашли, что с по-

мощью электрофореза глобулин из семян узколистного, белого и желтого люпинов делится на три компонента. Такие же данные о природе глобулина из семян желтого люпина получили и другие исследователи.

СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ И АМИНОКИСЛОТ БЕЛКОВ ЛЮПИНА

Большое значение сладкого люпина как кормовой культуры вызывает необходимость обстоятельного исследования состава и содержания в нем аминокислот белков и свободных аминокислот. Отдельные аминокислоты играют важную роль в биосинтезе алкалоидов, поэтому изучение накопления их в люпине представляет интерес для выяснения происхождения алкалоидов. М. И. Смирнова-Иконникова и Е. П. Веселова (1953) определяли количество некоторых аминокислот (аргинина, гистидина, лизина, тирозина, триптофана и цистина) в белках семян узколистного, желтого и белого люпинов. Результаты их исследований (табл. 65) указывают на значительное межвидовое различие в содержании отдельных аминокислот у люпина. Наибольший процент в белках составляет аргинин, количество которого колеблется у синего люпина от 9,1 до 11,1, у желтого от 7,66 до 10,43 и белого от 6,15 до 8,79%

Таблица 65

Содержание аминокислот в белке семян различных видов люпина (в % на сухое вещество)

Люпин	Аргинин	Гистидин	Лизин	Тирозин	Триптофан	Цистин
Узколистный, ранний розовый . . .	11,10	2,31	2,37	3,30	1,20	1,38
Желтый, Вейко	7,66	2,36	2,96	2,90	1,10	1,81
Желтый, Р-276	10,00	2,05	2,64	3,25	1,65	1,64
Белый, Палестинский 305	8,79	2,09	1,95	2,97	1,65	1,37

Эти авторы также выяснили влияние различных климатических условий на количество аминокислот белков в люпине. По их мнению, климатические условия существенно влияют на соотношение отдельных аминокислот в белках люпина. Однако какой-либо закономерности пока не установлено.

В. Г Клименко (1950) исследовал формы азота в белках семян и нашел, что из пяти аминокислот (аргинин, гистидин, лизин, тирозин, триптофан) наибольший процент составляет азот аргинина (табл. 66).

Таблица 66

Влияние почвенно-климатических условий на аминокислотный состав белка в семенах люпина (в % на сухое вещество)

Люпин	Район выращивания	Apr.	Гистидин	Лизин	Тирозин	Триптофан	Цистин
Узколистный ранний розовый	Майкоп	9,16	1,95	2,30	2,54	0,86	1,40
	Новозыбков	11,10	2,31	2,37	3,30	1,20	1,38
	Пушкин	10,55	2,11	2,77	2,16	1,85	1,87
Желтый, Вейко	Майкоп	10,40	1,71	2,69	3,10	1,44	1,23
	Новозыбков	7,66	2,36	2,96	2,90	1,01	1,81
	Пушкин	8,52	1,62	2,55	2,71	0,99	1,61
Белый, Палестинский 305	Майкоп	6,15	1,57	2,22	3,98	1,37	1,43
	Новозыбков	8,79	2,09	1,95	2,97	1,65	1,37
Многолетний Пушкинский	Пушкин	10,50	2,49	3,50	3,05	1,37	1,58

К. Неринг и Е. Швертфегер (1951) определяли количественное содержание некоторых аминокислот в белках белого сладкого люпина. По их данным, количество аргинина там составляло 12%, лейцина — 9,1, метионина — 2,6, гистидина — 3,4, валина — около 2, триптофана — 1,5%.

Гансон и Кох (1952) при помощи хроматографии и электрофореза на бумаге определили, что 100 *г* гидролизованного белка из семян белого люпина содержат: глютаминовой кислоты 14,2 *г*, аспарагиновой кислоты 6,17, лизина 5,2, аргинина 8,3, гликокола 2,5, серина 2,7, треонина 4,3, аланина 4,3, тирозина 10, валина 3,7, лейцина и изолейцина 10,9, гистидина 3,0, фенилаланина 4,5—5,7, метионина 1,8, триптофана — 0,83, цистина 0,96 *г*.

В настоящее время с появлением методики хроматографического разделения аминокислот на бумаге возможно более детальное изучение состава и количественного содержания их в люпине как в свободном состоянии, так и в составе белков. С помощью метода распределительной хроматографии на бумаге Мержеевский и Скульмовский (1953) в белковом гидролизате зеленой массы желтого люпина обнаружили 18 аминокислот: лейцин, метионин, валин, фенилаланин, пролин, триптофан, тирозин, аланин, треонин, лизин, гликокол, серин, глютаминовую кислоту, аспарагиновую кислоту, цистин, аргинин, гистидин, γ-аминомасляную кислоту.

С помощью метода распределительной хроматографии на бумаге мы исследовали состав свободных аминокислот и аминокислот белков желтого, белого, узколистного, изменчивого и других видов люпина и определили количество незамени-

мых аминокислот. Состав свободных аминокислот и аминокислот белков люпина изучали по методике А. Н. Бояркина (1956, 1958), несколько изменяя ее, а количество аминокислот определяли по Боде (1955).

Хроматографию и определение качественного состава и количественного содержания свободных аминокислот и аминокислот белков семян люпина проводили в экстрактах и гидролизах, а для количественного определения аминокислот из вегетативных органов (листьев) экстракт дополнительно очищали от веществ, мешающих четкому хроматографическому их разделению. Для этого использовали ионообменник отечественного производства, пропуская через него вытяжку свободных аминокислот.

Вначале для хроматографирования аминокислот мы пользовались смесью растворителей: *н*-бутиловый спирт, ледяная уксусная кислота, вода в отношении 4 1 5. Затем, исходя из указаний ряда авторов о том, что более четкое разделение аминокислот происходит, если в смеси вода заменяется буферными растворами, мы пользовались смесью *н*-бутиловый спирт, крепкая уксусная кислота, $^{1}/_{15}$ *М* раствора фосфатно-цитратного буфера с pH 4 и 6 в тех же объемных соотношениях. При последовательном применении этих смесей для одной и той же хроматограммы аминокислоты с близкими *Rf* лучше разделяются.

Для разделения свободных аминокислот и аминокислот белкового гидролизата применяли различные марки хроматографической бумаги: «медленно пропускающая», «быстрая» и др. На бумаге марки «быстрая» аминокислоты при нисходящем токе растворителей довольно быстро продвигались и ряд из них не разделялся. Для более медленного движения растворителей вырезали узкие (5—7 *мм*) полоски (мостики) в направлении движения аминокислот, на которые наносили исследуемые растворы.

При использовании бумаги «медленная» пользовались обычной формой полоски шириной 13—14 *см* с нисходящим движением растворителей. При количественном определении аминокислот бумагу предварительно пропитывали 0,2%-ным раствором оксихинолина в смеси растворителей: *н*-бутиловый спирт, уксусная кислота, вода (4 1 5) или бутиловый спирт, уксусная кислота, фосфатно-цитратный буфер. Оксихинолин из бумаги отмывали путем многократного пропускания этой смеси через обработанную оксихинолином полоску бумаги.

Хроматографической камерой служили круглые толстостенные стеклянные сосуды диаметром 20 *см* и высотой 45 *см* со шлифованным верхним краем. В сосуды вставляли стеклянную подставку для кюветы с растворителем, а на дно ставили чашку Петри с нижним слоем смеси растворителей. Так

как сосуды имели шлифованные края, то после укрепления хроматограммы в кювете с растворителем второй сосуд ставили на первый вверх дном, получив таким образом герметизированную камеру.

Так как в люпине содержится большое количество аминокислот, для разделения их хроматограммы выдерживали в разделительной камере от 18 до 50 *час* и больше в зависимости от сорта бумаги.

После экспозиции в камере хроматограммы подвешивали на стеклянную полочку и 1—2 *час* высушивали под вытяжным шкафом при комнатной температуре, затем проявляли 1%-ным раствором изатина в 95—97%-ном этиловом спирте с добавлением на 100 *мл* раствора 1 *мл* крепкой уксусной кислоты. Для лучшего растворения изатина смесь подогревали до 40—50° Обработанные проявителем хроматограммы опять подсушивали под вытяжным шкафом при комнатной температуре и после этого помещали на 15—20 *мин* в электросушильный шкаф. Далее пятна аминокислот идентифицировались на хроматограмме путем сопоставления их положения и окраски со стандартами (аминокислотами-метчиками). Для более четкого различия проявленные изатином хроматограммы обрабатывали, как рекомендует Бояркин, 80%-ным раствором силиката натрия в 20%-ном растворе соды на открытом воздухе. Обработанные таким способом хроматограммы становятся влажными и быстро выцветают. Для сохранности их помещали в вакуум-эксикатор, на дно которого насыпали хлористый кальций. При таком способе хранения хроматограммы остаются без изменения несколько месяцев.

Анализ полученных данных (рис. 43, 44) свидетельствует о том, что качественный состав свободных аминокислот и аминокислот белков у разных видов и форм люпина одинаков. У всех исследованных нами видов, форм и сортов люпина в составе свободных аминокислот и в белковом гидролизате всегда обнаруживались аминокислоты: цистин, лизин, гистидин, аргинин, аспарагиновая кислота, серин, глицин, треонин, глютаминовая кислота, аланин, пролин, тирозин, триптофан, валин, аминомасляная кислота. Состав аминокислот у диких и возделываемых видов и сортов люпина также одинаков. Следовательно, устойчивый состав аминокислот люпина является родовым его химическим признаком, характеризующим род люпина в целом.

Для выяснения связи между биосинтезом алкалоидов и обменом аминокислот нами совместно с Г. И. Спиридоновой (1960, 1961) и М. Т. Годневой (1958) изучены состав и динамика количественного изменения свободных аминокислот у высокоалкалоидного и безалкалоидного узколистного люпинов в период его роста и развития.

Растения выращивались в поле. Свежий материал фиксировался 96%-ным этиловым спиртом, тщательно растирался в ступке и фильтровался через шоттовский фильтр (№ 2) с помощью насоса Комовского. Затем материал на фильтре промывался 80%-ным этиловым спиртом до тех пор, пока вытекающий фильтрат не давал реакции с нингидрином, что свидетельствовало о полном извлечении свободных аминокислот. Полученные вытяжки свободных аминокислот очищали от примесей на ионообменной смоле. Размер частиц ионообменника 0,3—0,5 *мм*. Ионообменник предварительно промывался от пыли в стакане с водой 4%-ной соляной кислотой до слабожелтого цвета кислоты и снова водой до нейтральной реакции. После этого в стеклянную трубку (диаметр верхнего конца 1—1,5 *см*, нижнего 0,5 *см*) помещали стеклянную вату и колонку слоем 7 *см* заполняли взвешенной в воде ионообменной смолой. В колонке ионообменник снова промывался соляной кислотой до тех пор, пока вытекающая кислота не становилась прозрачной. Далее соляную кислоту отмывали водой до нейтральной реакции и спиртовой экстракт смеси аминокислот переносили на ионообменник и колонку промывали 75 *мл* воды. Аминокислоты элюировались

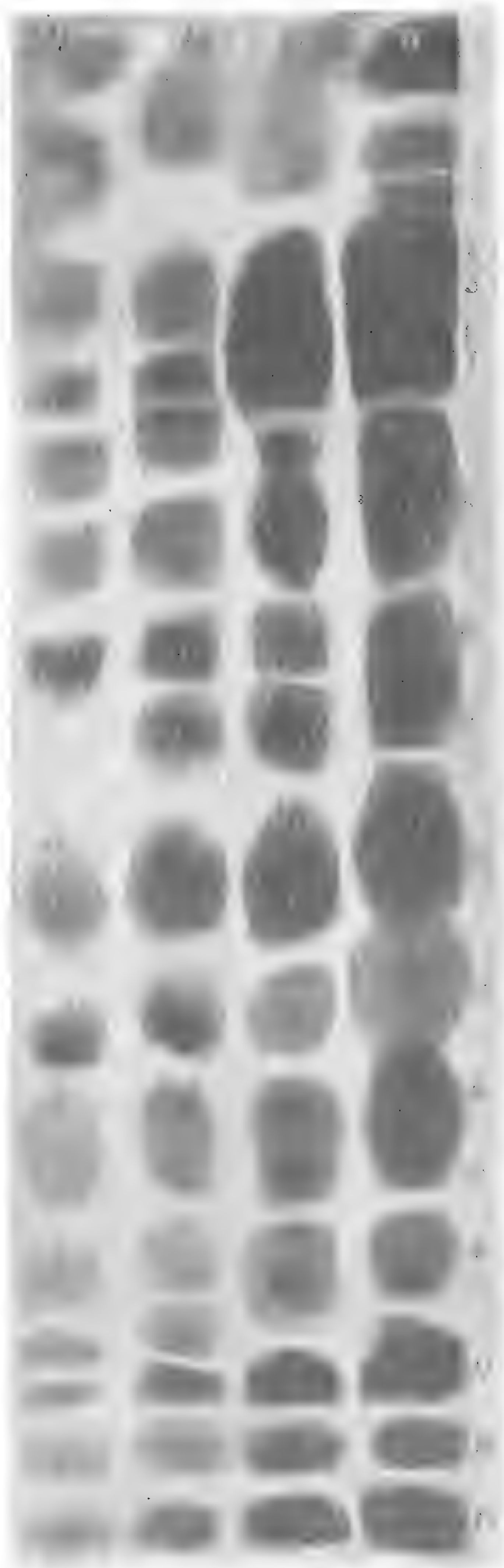


Рис. 43. Хроматограмма свободных аминокислот белого люпина:

I — зрелые семена, *II* — наклюнувшиеся семена, *III* — в период раскрытия семядолей, *IV* — в фазе первой пары листьев, *1* — цистин + цистеин, *2* — неизвестно, *3* — лизин, *4* — гистидин, *5* — аспарагин, *6* — аргинин, *7* — аспарагиновая кислота, *8* — серин + глицин, *9* — глютаминовая кислота, *10* — треонин, *11* — аланин, *12* — пролин, *13* — аминомасляная к-та, *14* — тирозин, *15—16* — неиндентифицированно, *17* — валин, *18* — фенилаланин, *19* — лейцин + + изолейцин

из ионообменника последовательно (50 *мл* н. HCl и 50 *мл* воды). Скорость стекающего элюата 15—17 капель в минуту. Дальнейшее хроматографирование аминокислотных вытяжек проводили по методике Боде (1955) и Бояркина (1956). Для хроматографирования брали бумагу марки «медленная». Аминокислоты разделяли смесью *н*-бутанол, уксусная кислота и вода в отношении 40 : 10 : 50. Однако на этой смеси трудно отделить глютаминовую кислоту от треонина и разделить фенилаланин, лейцин и изолейцин. Эти аминокислоты удавалось разделить, если вместо воды применяли цитратный буфер с pH 6. После проявления хроматограммы нингидрином аминокислоты элюировались этиловым спиртом и вытяжки колориметрировались с применением зеленого светофильтра.

Результаты исследований состава и содержания отдельных аминокислот в сортах высокоалкалоидного и малоалкалоидного узколистного люпинов показаны в табл. 67. Качественный состав свободных аминокислот у алкалоидного и безалкалоидного сортов узколистного люпина одинаков. У обеих форм найдены: цистин, лизин, гистидин, аргинин, аспарагиновая кислота, серин, глицин, треонин, глютаминовая кислота, аланин, пролин, тирозин, валин, метионин, фенилаланин, лейцин, изолейцин, аминомасляная кислота. Количественное же содержание аминокислот и их соотноше-



Рис. 44. Хроматограмма аминокислот белкового гидролизата семян разных видов люпина:

I — люпин опушенный, *II* — элегантный, *III* — изменчивый, *IV* — украшенный.
1 — цистин + цистеин, *2* — лизин, *3* — гистидин, *4* — аргинин, *5* — аспарагиновая к-та, *6* — серин, *7* — глицин, *8* — треонин + глютаминовая к-та, *9* — аланин, *10* — пролин, *11* — тирозин (аминомасляная к-та), *12* — неизвестно, *13* — метионин, *14* — фенилаланин, *15—16* — лейцин + изолейцин

Таблица 67

Содержание аминного азота (в γ на 1 г вещества) в алкалоидном и безалкалоидном люпинах в разные фазы развития

Аминокислота	Исходные семена		Раскрытие семядолей		1-я пара листьев	
	малоалкалоидный	высокоалкалоидный	малоалкалоидный	высокоалкалоидный	малоалкалоидный	высокоалкалоидный
Лизин	16,6	11,2	290,8	474,0	200,8	131,7
Гистидин	12,0	16,9	213,8	307	110,4	82,4
Аргинин	34,6	10,8	410,1	584,0	225,9	198,7
Глютаминовая кислота	92,3	70,3	376,2	352,0	193,2	135
Треонин	5,7	5,2	472,0	461	152,6	116,4
Аланин	15,7	16,1	454,6	612,2	213,4	213,5
Аминомасляная кислота	24,6	15,4	61,4	138,8	51,8	57,8
Тирозин	38,2	63,4	184,0	277,6	137,8	79,5
Валин	11,0	8,03	251,0	493,3	155,5	13,37
Фенилаланин	7,99	13,7	330,1	282,5	228,0	78,8

Аминокислота	5-я пара листьев		Фаза бутонизации (5-я пара листьев)		Цветение (5-я пара листьев)	
	малоалкалоидный	высокоалкалоидный	малоалкалоидный	высокоалкалоидный	малоалкалоидный	высокоалкалоидный
Лизин	57,3	73,8	следы	37,4	87,2	110,9
Гистидин	21,0	34,4	»	следы	25,6	72,2
Аргинин	54,1	38,2	36,4	17,9	24,6	20,3
Глютаминовая кислота	78,3	68,8	49,4	52,3	83,7	44,4
Треонин	28,6	43,3	20,4	10,7	28,9	18,5
Аланин	109,5	108,4	76,8	86,0	84,2	124,2
Аминомасляная кислота	17,0	64,2	25,3	66,8	16,8	34,0
Тирозин	28,0	31,5	110,0	150,2	36,2	40,9
Валин	56,3	33,9	31,4	21,4	45,3	42,0
Фенилаланин	33,7	—	21,1	26,4	55,6	92,0

ние подвержено изменениям. При этом характер изменений для аминокислот алкалоидного и безалкалоидного форм люпина различен.

Например, количество аргинина у высокоалкалоидного сорта во все фазы развития, за исключением периода раскрытия семядолей, меньше, чем у безалкалоидного люпина. Более низкое содержание аргинина в семенах и листьях высокоалкалоидного люпина по сравнению с безалкалоидным можно объяснить превращением этой аминокислоты в связи с обра-

зованием алкалоидов. Примерно то же самое происходит с глютаминовой кислотой и треонином. Как в зрелых и прорастающих семенах, так и в листьях содержание этих аминокислот у высокоалкалоидного люпина меньше, чем у малоалкалоидного сорта. Гистидин, аминомасляная кислота и некоторые другие у высокоалкалоидного люпина представлены в несколько большем количестве.

Характерной особенностью почти всех свободных аминокислот является резкое увеличение их в период прорастания семян, что связано с гидролизом в этот период запасных белков. Со времени появления первой пары листьев и до фазы бутонизации содержание таких аминокислот, как лизин, гистидин, аргинин, глютаминовая кислота, треонин, аланин, фенилаланин, в листьях постепенно уменьшается, а с наступлением репродуктивной фазы развития люпина количество их снова увеличивается.

Кроме определения свободных аминокислот в люпине, мы провели серию опытов по определению состава, количествен-

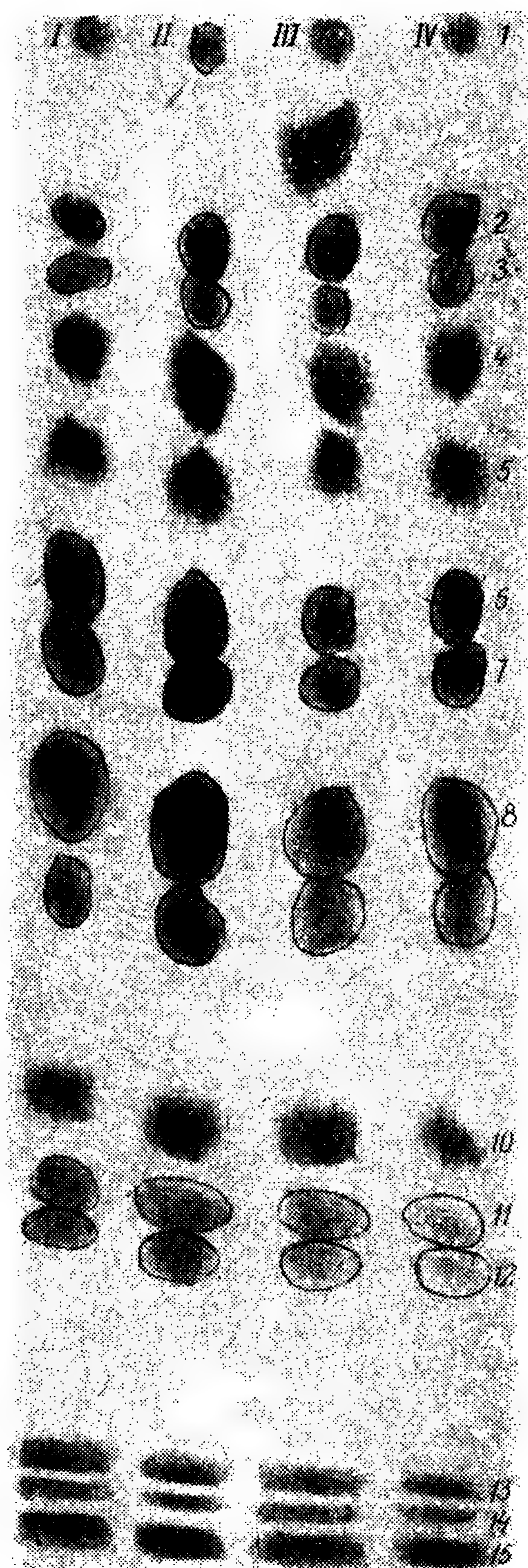


Рис. 45. Хроматограмма аминокислот белкового гидролизата алкалоидного и безалкалоидного форм люпина:

I — люпин белый алкалоидный, *II* — белый безалкалоидный, *III* — узколистный алкалоидный, *IV* — узколистный безалкалоидный.
1 — цистин + цистеин, *2* — лизин, *3* — гистидин, *4* — аргинин, *5* — аспарагиновая к-та, *6* — серин, *7* — глицин, *8* — глютаминовая к-та, *9* — треонин, *10* — аланин, *11* — пролин, *12* — тирозин, *13* — валин, *14* — фенилаланин, *15* — лейцин + изолейцин

ного содержания аминокислот белков белого, узколистного и многолетнего алкалоидных и безалкалоидных форм люпина.

Анализ аминокислот белкового гидролизата (рис. 45, табл. 68) показал, что по качественному составу аминокислот белки алкалоидных и безалкалоидных форм не отличаются.

Таблица 68

Содержание некоторых аминокислот в белках семян разных видов алкалоидных и безалкалоидных форм люпина

Люпин	Лизин		Аргинин		Глютаминовая к-та	
	на 100 *мг* абсолютно сухого вещества	содерж. в белке,	на 100 *мг* абсолютно сухого вещества	содерж. в белке,	на 100 *мг* абсолютно сухого вещества	содерж. в белке, %
Белый алкалоидный, Снежинка	605	1,64	1042	2,47	1931	5,14
Белый безалкалоидный, Чиллагфюрт	853	2,34	3154	8,66	4158	11,16
Узколистный алкалоидный	693	2,37	1445	5,37	2244	8,34
Узколистный безалкалоидный	1050	3,22	2456	7,53	3546	10,80
Многолетний алкалоидный	1216	3,00	1546	3,82	3567	8,80
Многолетний безалкалоидный	1429	3,70	2945	7,70	4330	11,33

Однако в белках таких аминокислот, как лизин, аргинин и глютаминовая кислота, имеются значительные различия. Количество этих аминокислот в белках безалкалоидных мутантов больше, чем в белках алкалоидных форм люпина.

Таким образом, при «перерождении» алкалоидного люпина в безалкалоидный и обратно в нем происходят изменения в признаке алкалоидности и в соотношении между аминокислотами, в частности в количестве лизина, аргинина, глютаминовой кислоты. Очевидно, существует связь между образованием и накоплением алкалоидов в люпине и метаболизмом этих аминокислот. Кроме лизина, считающегося одним из наиболее вероятных предшественников люпиновых алкалоидов, наши данные свидетельствуют о том, что образование алкалоидов тесным образом связано с метаболизмом других аминокислот — аргинином и глютаминовой кислотой.

О КАЧЕСТВЕННОМ СОСТАВЕ И КОЛИЧЕСТВЕННОМ СОДЕРЖАНИИ НЕЗАМЕНИМЫХ АМИНОКИСЛОТ В БЕЛКАХ РАЗНЫХ ВИДОВ И СОРТОВ МАЛОАЛКАЛОИДНОГО ЛЮПИНА

В настоящее время в Советском Союзе имеется много кормовых сортов люпина как отечественной, так и иностранной селекции, которые испытаны или испытываются на урожайность. Однако качественная, биохимическая характеристика их почти не изучена. В связи с этим мы совместно с Г И. Спиридоновой (1960) изучали качественный состав и количественное содержание незаменимых аминокислот в белках семян

кормовых сортов желтого, белого и узколистного люпинов. Были исследованы три сорта узколистного люпина: 88, 2 и 155, 7 сортов желтого: Вейко, Вейко 3, Гюльцевский, 3, Белорусский 6, Быстрорастущий 4, Носовский (белосемянный) и один сорт белого люпина — Чиллагфюрт.

За исключением триптофана, аминокислоты определяли методом хроматографии по Бояркину и Боде. Так как на смеси бутанол, уксусная кислота, вода (90 10 25) глютаминовая кислота и треонин плохо разделялись, применяли смесь бутанол, уксусная кислота и цитратный буфер в отношении 4 : 1 : 5. Растворитель пропускали через хроматограмму 4—5 раз. В связи с тем что триптофан при кислотном гидролизе разрушается, его определяли после щелочного гидролиза белков по методу И. Хорна и Д. Бриса (1945). Для этого 200 *мг* муки, полученной из семян люпина, заливали 10 *мл* насыщенного раствора $Ba(OH)_2$ и смесь помещали в стеклянные ампулы с исследуемым веществом. Ампулы запаивали и проводили гидролиз в течение полутора часов при температуре 150° С. После гидролиза борат осаждали серной кислотой до нейтральной реакции; пробы фильтровали и в фильтрате определяли триптофан следующим образом: к 0,5 *мл* фильтрата (гидролизата) добавляли 0,5 *мл* 5%-ного раствора парадиметиламинобензальдегида в концентрированной соляной кислоте. Смесь оставляли стоять 5 *мин*. После этого добавляли одну каплю 0,2%-ного $NaNO_2$ и с помощью фотоэлектрического колориметра определяли содержание триптофана в пробе. Расчет его количества производили по калибровочной кривой, построенной по чистому препарату. Установлено, что качественный состав незаменимых аминокислот (рис. 46) в исследованных нами видах и сортах люпина одинаков. Во всех формах и видах люпина имеются лизин, гистидин, аргинин, треонин, валин, фенилаланин, лейцин, изолейцин, триптофан. Метионина с помощью хроматографии нам обнаружить не удалось. Однако из литературных источников известно, что он имеется в белках люпина.

Данные о количественном содержании незаменимых аминокислот в белках семян люпина приведены в табл. 69. Из таблицы видно, что общее количество незаменимых аминокислот у кормовых сортов люпина больше 30%. Между сортами иногда наблюдаются существенные различия как в общем количестве аминокислот, так и в их соотношении. Например, в сортах узколистного люпина общее количество аминокислот в белках колеблется от 30 до 34%, а в сортах желтого люпина от 29 до 36%, в отдельных случаях даже до 40%.

Аналогичные данные о составе аминокислот и их содержании получены и для листьев люпина. Определение аминокислот в белковом гидролизате листьев некоторых видов и



Рис. 46. Хроматограмма аминокислот белкового гидролизата разных видов и сортов малоалкалоидного люпина:

а — семян, *б* — листьев; *I* — люпин узколистный сорт 88, *II* — узколистный сорт 2, *III* — узколистный сорт 155, *IV* — желтый сорт 3, *V* — желтый сорт 6; *1*—цистин + цистеин, *2* — лизин, *3* — гистидин, *4* — аргинин, *5* — аспарагиновая к-та, *6—7* — серин, *7* глицин, *8* — глютаминовая к-та, *9* — аланин, *10* — пролин, *11* — тирозин, *12* — валин, *13* — фенилаланин, *15* — лейцин + изолейцин

Таблица 69

Содержание незаменимых аминокислот в белках семян разных видов и сортов кормового люпина в %

Люпин	Лизин	Гистидин	Аргинин	Треонин	Вал	Фенил-аланин	Лейцин+изолейцин	Триптофан
Узколистный, сорт 88	4,1	2,4	5,9	2,7	3,0	2,4	7,6	2,1
Узколистный, сорт 155	3,3	2,9	4,6	2,1	2,3	3,1	8,4	2,3
Узколистный, сорт 2	3,8	3,0	7,1	3,0	1,8	4,7	7,7	2,2
Желтый, сорт Вейко	3,0	2,6	6,8	2,8	1,5	4,5	4,6	1,8
Желтый, сорт Вейко 3	4,0	2,4	10,4	2,2	2,7	8,6	10,1	2,4
Желтый, Гюльцевский	3,6	3,5	6,0	3,0	1,3	5,0	7,6	2,7
Желтый, сорт 3	2,7	2,2	7,2	2,0	1,7	4,0	9,3	1,8
Желтый, сорт Быстрорастущий 4	3,0	2,0	7,2	2,3	2,1	4,8	6,1	1,5
Желтый, сорт Белорусский 6	3,0	2,3	7,4	2,4	1,9	7,2	9,3	1,3
Желтый, Носовский	3,4	2,5	7,0	3,7	1,5	4,9	8,4	1,7
Белый, Чиллагфюрт	3,7	5,2	8,1	2,2	1,6	8,7	8,0	3,1
Многолетний Узколистный,	3,7	4,0	7,7	3,7	3,1	3,4	8,2	2,3
Борре	3,8	3,5	6,0	2,4	1,8	2,6	2,3	2,7

Таблица 70

Содержание незаменимых аминокислот в белковом гидролизате листьев разных видов люпина (в % на белок)

Люпин	Лизин	Гистидин	Аргинин	Треонин	Валин	Фенил-аланин	Лейцин+изолейцин
Белый, сорт Снежинка	6,6	2,02	9,9	5,9	3,9	5,2	—
Узколистный, сорт 88	5,6	следы	9,8	5,5	3,3	—	9,8
Желтый, сорт 6	6,0	»	7,8	6,6	3,3	4,4	9,2
Желтый, сорт Вейко	6,6	»	7,2	3,9	2,8	3,5	—

сортов люпина в фазе бутонизации показало (табл. 70), что аргинин, лизин, лейцин с изолейцином содержатся в максимальных количествах. Однако в отличие от семян в белках листьев лизина и треонина содержится больше, чем в семенах. Таким образом, для всех видов и сортов люпина характерна общая закономерность в содержании незаменимых аминокис-

лот. Как правило, наибольшее количество во всех сортах составляет лизин, аргинин, лейцин и изолейцин. В зависимости от сорта количество этих аминокислот в белках находится в пределах 3—10%. Из всех незаменимых аминокислот минимальное количество в семенах составляет валин и триптофан, а в листьях гистидин.

Различное количество незаменимых аминокислот и различный состав и содержание алкалоидов в сортах люпина указывают на различную кормовую их ценность.

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ КАРОТИНА И ХЛОРОФИЛЛА В РАСТЕНИЯХ ЛЮПИНА

Изучение динамики накопления каротина и хлорофилла у разных видов люпина в процессе их роста и развития представляет большой интерес для характеристики люпина как источника витамина А. С этой целью мы наблюдали за динамикой накопления каротина у разных видов и сортов люпина и изучали влияние светового режима и других факторов на накопление каротина и хлорофилла в растениях.

Количество каротина определяли колориметрически (по видоизмененному методу Мурри, 1937) с предварительным извлечением и отделением его от других растительных пигментов методом хроматографии на колонке с окисью магния.

Для анализа брали пробы листьев каждый раз в одно и то же время (между 9 и 10 часами утра) со всех ярусов из 25 растений.

В табл. 71 приведены данные об изменении каротина в желтом и белом люпинах в начальный период их развития.

Количество каротина при прорастании семян как желтого, так и белого люпина сначала уменьшается. К 9—10-му дню содержание каротина в семенах желтого люпина уменьшилось с 24,2 *мг* до 8,7 *мг* на 1 *кг*, т. е. почти в три раза, а в семенах белого люпина с 20,1 *мг* до 11,7 *мг*, т. е. почти в два раза. В обоих случаях это уменьшение продолжается до раскрытия семядолей. С момента их раскрытия наблюдается резкое увеличение количества каротина, продолжающееся и в дальнейшем.

На 10-й день часть проросших семян желтого люпина высеяли в оранжерею для изучения динамики накопления каротина и хлорофилла в постоянных условиях температуры и влажности. При этом мы ставили задачу сравнить ход накопления каротина и хлорофилла в более или менее постоянных условиях температуры и водного режима с ходом накопления этих пигментов в естественных условиях произрастания люпина. С момента всходов до начала стеблевания через день брали пробы для определения каротина и хлорофилла. На-

Таблица 71

Динамика накопления каротина в прорастающих семенах желтого и белого люпинов

Анализ с	Содержание каротина в *мг* на 100 *г* сухого вещества	Состояние
	Желтый люпин	
Перед проращиванием	2,4	семена сухие
На 3-й день проращивания	2,0	семена в набухшем состоянии
На 5-й день	1,8	семена в набухшем состоянии, начали появляться проростки
На 7-й день	0,9	все семена имеют проростки длиной около 0,4 *см*
На 9-й день	1,0	корешки проросших семян имели длину 0,5—0,6 *см*
На 11-й день	2,0	начало раскрытия светло-желтых семядолей
На 13-й день	2,2	» »
На 15-й день	4,3	развернувшиеся семядоли имеют желтую с начавшимся позеленением окраску
	Белый люпин	
Перед проращиванием	2,0	семена сухие
На 4-й день прорастания	2,0	семена в набухшем состоянии
На 7-й день	1,6	(наклюнувшиеся семена). Начало появления проростков
На 10-й день	1,8	проростки длиной 0,5—0,6 *см*
На 13-й день	2,5	начало раскрытия семядолей
На 16-й день	3,7	семядоли имеют светло-желтую окраску

блюдения показали, что процент содержания каротина и хлорофилла в листьях желтого люпина в этих условиях все время увеличивается.

Опыты В. Н. Любименко и его сотрудников (1935) по выращиванию разных растений в условиях уменьшенной интенсивности дневного освещения показали, что небольшое уменьшение интенсивности освещения в большинстве случаев не снижает количества пигментов у растений, а иногда даже способствует их накоплению, как например у гороха. Автор указывает, что различие в освещении листьев даже одного и того же растения, вызванное разным их размещением на растении, также сказывается на накоплении пигментов. Например, у клена и ольхи наибольшее содержание хлорофилла наблюдается на слегка притененных листьях, тогда как у липы оно совпадает с более сильным затемнением. На основании этого

В. Н. Любименко делает вывод о том, что оптимальная напряженность света для максимального накопления каротина и хлорофилла у большинства растений лежит ниже полного дневного освещения. Напряженность этого оптимального освещения тем ближе к полному дневному свету, чем растение более светолюбиво.

Наряду с изучением динамики накопления каротина и хлорофилла при полном дневном освещении мы изучали влияние различной интенсивности освещения на содержание этих пигментов у малоалкалоидного люпина. С момента появления всходов и до конца вегетации был установлен следующий световой режим: полное дневное освещение, 75 и 50% интенсивности дневного освещения. Интенсивность дневного света уменьшали путем искусственного затемнения растений. После появления всходов и до конца вегетации с каждого варианта всегда в одно и то же время (между 9 и 10 часами утра) через день брали пробы листьев для определения каротина и хлорофилла. В течение лета по каждому варианту светового режима вели наблюдения за ростом растений, числом, размерами и весом листьев, а также за общим развитием растений. Наблюдения показали, что к 27-му июня растения желтого люпина при полном освещении находились в фазе стеблевания. Высота их достигала 10 *см*. На одно растение приходилось в среднем 27 листьев с площадью листа среднего яруса 22 *см*^{2}. Растения, находившиеся в условиях 75%-ной интенсивности дневного освещения, имели высоту 25 *см*, среднее количество листьев на одно растение 22 и площадь листа среднего яруса составляла в среднем 32 *см*^{2}.

Отдельные растения находились в фазе бутонизации. Растения же, находившиеся на делянках с 50%-ной интенсивностью освещения, имели высоту 10—17 *см*, на одно растение приходилось всего лишь 15 листьев, а площадь листа среднего яруса равнялась 28,7 *см*^{2}. К началу цветения растения на незатененных делянках имели высоту в среднем 50 *см* с общим количеством листьев на одно растение 60—62 и площадью листа 31 *см*^{2}. Растения при 75%-ной интенсивности освещения по-прежнему росли более быстро. К этому времени их средняя высота достигала 60—62 *см*, количество листьев на одном растении возросло до 62 и площадь листа среднего яруса увеличилась до 39,5 *см*^{2}. Стебли у них более мягкие, чем у растений, находившихся в условиях полного освещения.

Если в начале вегетации уменьшение интенсивности освещения на 50% не имело резко выраженного отрицательного влияния, то к началу цветения такое уменьшение угнетающе действовало на рост и развитие растений. Хотя эти растения имели почти такую же высоту и площадь листа, как и произраставшие на незатемненных делянках, количество

листьев у них было в 2,5 раза меньше, чем у контрольных растений; стебли были тонкие и непрочные, боковые побеги отсутствовали, и большинство этих растений ко времени цветения не зацвело. Урожай зеленой массы у них был в 4 раза ниже, чем у контрольных.

Эти наблюдения показали, что с момента появления всходов количество каротина и хлорофилла в листьях растений желтого люпина во всех вариантах светового режима быстро увеличивается. Накопление этих пигментов возрастает до начала цветения. При этом скорость накопления различна в разные периоды роста люпина. Максимальная скорость накопления каротина наблюдается после всходов до начала стеблевания и затем в период, предшествующий цветению.

Накопление каротина в листьях идет параллельно накоплению хлорофилла. Однако накопление каротина достигает максимума значительно раньше, чем накопление хлорофилла. Если содержание каротина максимально в период, предшествующий цветению, то содержание хлорофилла максимально в период полного цветения люпина. Начиная с фазы цветения, степень накопления каротина все больше и больше отстает от степени его разрушения. Скорость этого разрушения тем больше, чем позднее фаза развития люпина. Соотношение между накоплением и разрушением хлорофилла почти до конца вегетации остается постоянным. Разрушение хлорофилла ускоряется лишь только в начале сентября и продолжается до конца вегетации.

Отношение хлорофилл каротин уменьшается от начала всходов люпина к концу вегетации и особенно заметно уменьшается в первые 15—18 дней вегетации. С 28 мая по 3 июня отношение хлорофилл каротин в контроле снизилось с 36 до 17, у растений, находившихся в условиях 75%-ной интенсивности освещения, — с 37 до 20 и у растений, находившихся в условиях 50%-ной интенсивности освещения,— с 39,5 до 19,7. С 3 июня и до конца вегетации отношение хлорофилл каротин уменьшилось в контроле с 17 до 13—14, у растений с 75%-ной интенсивностью освещения — с 20 до 14—15 и у растений с 50%-ным уменьшением — с 20 до 15—16.

Содержание каротина и хлорофилла на единицу веса листа при затенении увеличивается. Количество пигментов у растений, которые находились в условиях 50%-ной интенсивности освещения, было хотя и меньше, чем у растений, произраставших при 75%-ной интенсивности дневного освещения, однако почти совпадало с содержанием пигментов у контрольных растений. Если определить количество каротина и хлорофилла на 1 лист, то у растений с 75%-ной интенсивностью освещения оно почти одинаково с содержанием этих пигментов у контрольных растений. У растений, произраставших при

50%-ном дневном освещении, количество каротина и хлорофилла резко уменьшилось.

При уменьшении интенсивности дневного освещения на 25% общее количество каротина и хлорофилла на 1 лист не снижалось, а уменьшение освещения на 50% снижало общее количество этих пигментов почти в полтора раза. Небольшое уменьшение интенсивности освещения способствует у желтого люпина увеличению площади листа и не снижает его веса. При уменьшении интенсивности освещения на 50% площадь листа остается почти такой же, как у контрольных растений, а средний вес листа уменьшается.

Расчет каротина и хлорофилла на одно растение показал, что уменьшение дневного освещения на 25% не снижает общего количества пигментов, тогда как при уменьшении интенсивности освещения на 50% общее количество каротина и хлорофилла уменьшается почти в три раза (табл. 72).

Таблица 72

Количество каротина и хлорофилла на одно растение в желтом люпине в зависимости от интенсивности освещения

Фаза развития	Количество каротина и хлорофилла, *мг*					
	при полном дневном освещении		при 75%-ной интенсивности		при 50%-ной интенсивности	
	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл
Начало стеблевания	1,5	23,8	2,5	49,0	1,3	21,2
Период массового стеблевания	5,0	82,8	5,2	81,0	3,1	52,0
Бутонизация	9,0	138,0	10,0	162,0	4,0	67,0
Начало цветения	13,5	177,1	14,0	191,4	5,6	77,1
Полное цветение	13,2	240,0	13,4	232,5	5,0	88,7
Конец цветения	11,4	177,2	11,8	191,0	4,3	71,0
После цветения	10,8	160,0	10,3	157,0	3,7	56,0

На основании приведенных данных можно считать, что оптимальная интенсивность освещения, обеспечивающая максимальное количество каротина и хлорофилла в желтом люпине, ниже интенсивности полного дневного освещения. Если полное дневное освещение принять за единицу, то оптимальная интенсивность освещения будет равна $^3/_4$ полного дневного освещения.

Мы провели также опыты по изучению влияния сроков сева и густоты стояния растений желтого люпина на накопление в нем каротина. Посев был проведен 23 апреля, 3 мая и 13 мая. Норма высева 0,7, 1,0 и 1,5 млн. семян на гектар. Расстояние междурядий в посеве 20 *см* с соответствующим каждой норме расстоянием в рядке 7,5; 5,0; 3,5 *см*.

Содержание каротина определялось в средней пробе целого растения в начале цветения. Максимальное накопление каротина в растениях желтого люпина происходит (в условиях наших опытов на супесчаной почве) при посеве в начале мая и при густоте сева 1 млн. семян на гектар (37 *мг* на 100 *г* сухого вещества). Урожай зеленой массы и семян люпина при норме высева 1 млн. семян на гектар был также выше, чем при высеве 0,7 млн. и 1,5 млн. Так, урожай зеленой массы к началу цветения составил в варианте 0,7 млн. семян в пересчете на гектар 650 *ц*, в варианте 1,0 млн. — 865, в варианте 1,5 млн. — 750 *ц/га*. Урожай семян был получен соответственно 12; 17,5; 13 *ц/га*.

Начало цветения растений при одновременном посеве, но при различной густоте травостоя наступает неодновременно. Раньше всех зацвели растения в варианте с 1,5 млн. растений на 1 *га* (16.VII), затем при норме 1,0 млн. (27.VII) и позже всех при норме в 0,7 млн. семян (30.VII). При различной густоте стояния растений соотношение между весом листьев и весом стеблей люпина различно. Например, соотношение веса листьев к весу стеблей при норме высева 0,7 млн. семян на 1 *га* было 1 2,3, в варианте 1 млн. семян — 1 2 и при норме высева в 1,5 млн. семян на 1 *га* — 1 2,5.

Таким образом, наиболее благоприятные условия для накопления максимального количества листьев по сравнению с весом стебля наблюдаются в условиях при 1 млн. растений на гектар. Из этого следует, что и в кормовом отношении зеленая масса желтого люпина при травостое в 1 млн. растений на 1 *га* будет выше, чем при травостое 0,7 и 1,5 млн. растений на 1 *га*, так как листья являются основным вегетативным органом люпина, в котором сосредоточены запасы основных питательных веществ и витаминов.

Результаты определения количества каротина и хлорофилла на разных фазах развития белого люпина в зависимости от светового режима показали, что ход накопления каротина и хлорофилла у белого люпина идет аналогично накоплению этих пигментов у желтого люпина. Максимальное количество каротина в листьях содержится в период, предшествующий цветению.

Начиная с фазы цветения, темп синтеза каротина значительно отстает от его разрушения, вследствие чего количество каротина в листьях люпина все время уменьшается. Как и у желтого люпина, скорость разрушения каротина идет тем быстрее, чем в более поздней фазе развития находится растение. Количество хлорофилла у белого люпина уменьшается значительно позже, чем количество каротина.

Количество хлорофилла на 1 *кг* листьев и весовое отношение хлорофилла к каротину у белого люпина меньше, чем у

желтого. Содержание же каротина у белого люпина больше, чем у желтого. Уменьшение интенсивности дневного освещения на 25% повышает количество пигментов на единицу веса, а уменьшение интенсивности на 50% вызывает снижение количества каротина в растениях по сравнению с контролем. Однако если вычислить абсолютное содержание пигментов на одно растение, то их количество уменьшается с уменьшением интенсивности освещения (табл. 73).

Таблица 73

Количество каротина и хлорофилла в белом люпине на одно растение в зависимости от светового режима

Фаза развития	Количество пигментов, *мг*					
	полное освещение		75%-ная интенсивность		50%-ная интенсивность	
	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл
Массовое стеблевание	3,4	36,0	3,1	32,5	2,3	36,6
Начало цветения	8,1	64,5	6,4	61,4	3,0	39,0
Полное цветение	9,4	80,0	6,6	97,0	4,5	65,2

Любое уменьшение интенсивности освещения вызывает в растении белого люпина уменьшение общего количества каротина. Так, при уменьшении интенсивности освещения на 25% общее количество каротина на одно растение в среднем снизилось до 29%. При уменьшении интенсивности освещения на 50% количество каротина в растении снизилось в два с лишним раза по сравнению с контролем. Количество же хлорофилла при уменьшении интенсивности освещения на 25% не снижается, а при уменьшении интенсивности освещения на 50% уменьшается почти в два раза по сравнению с контролем. Следовательно, световой оптимум для максимального накопления каротина у белого люпина выше, чем световой оптимум для накопления хлорофилла.

Урожай зеленой массы люпина при затенении также снижается по сравнению с контролем. При ослаблении напряжения света на 25% урожай зеленой массы уменьшается до 35%, а при ослаблении освещения на 50% — в три раза по сравнению с контролем. При этом семена люпина в обоих вариантах затенения не созрели.

Таким образом, всякое ослабление освещения у белого люпина вызывает уменьшение как общего количества пигментов, так и накопления органического вещества.

Наблюдения за динамикой накопления каротина у синего люпина показали, что у этого вида люпина максимальное количество каротина в листьях (до 100 *мг*%) содержится в период, предшествующий бутонизации. У желтого и белого лю-

пинов, как было указано, оно накапливается к началу цветения. Максимальное количество хлорофилла в обоих сортах синего люпина содержится в более поздней фазе развития.

Если в желтом и белом люпинах отношение хлорофилл : каротин с начала вегетации уменьшается, а к концу несколько увеличивается, в синем люпине это отношение с начала стеблевания и до конца вегетации все время увеличивается. В фазе стеблевания у обоих сортов оно было равно 8,35, в начале цветения — 11,8, а после цветения — 14,7.

Если сопоставить содержание пигментов у синего, белого и желтого люпинов, то можно заметить, что у белого и желтого люпинов количество каротина и хлорофилла значительно выше, чем у синего. Это различие особенно резко проявляется при сравнении общего количества этих пигментов на одно растение. Например, у синего люпина количество каротина при расчете на одно растение почти в 10 раз меньше, чем у желтого малоалкалоидного люпина, и в 5 раз меньше, чем у белого люпина. Такая же разница отмечается и в количестве хлорофилла (табл. 74).

Таблица 74

Количество каротина и хлорофилла в *мг* на одно растение в синем, белом и желтом люпинах

Фаза развития	Синий 377		Синий 79		Белый		Желтый	
	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл
Стеблевание	1,4	15,0	1,3	11,2	3,4	36,0	5,0	82,8
Начало цветения	1,6	19,8	1,7	20,8	8,1	64,5	13,5	177,1
Полное цветение	1,2	15,4	1,1	14,7	9,4	80,0	13,2	240,0

Для представления о распределении каротина и хлорофилла в растении мы определяли количество этих пигментов в отдельных органах и частях в начале цветения растения. В желтом и белом люпинах содержание пигментов определяли не только в отдельных органах, но и в листьях, условно распределенных нами на 3 яруса: верхний, средний и нижний. Содержание каротина и хлорофилла в отдельных частях и органах растений желтого, белого и синего люпинов показано в табл. 75. Из данных таблицы видно, что листья люпина богаче каротином и хлорофиллом, чем остальные части и органы. В желтом и белом люпинах в листьях среднего яруса на 30—35% больше каротина на единицу веса, чем в листьях нижнего и верхнего ярусов, а количество хлорофилла на 25—30%, чем в остальных ярусах. Количество каротина в стеблях люпина в 8—10 раз меньше, чем в листьях. Разница в содержании хлорофилла еще больше. Количество хлорофилла в

Таблица 75

Содержание каротина и хлорофилла в различных частях растения

Люпин	Исследуемая часть	Содержание в *мг* на 100 *г* вещества			
		каротин		хлорофилл	
		на сырое в-во	на сухое в-во	на сырое в-во	на сухое в-во
Желтый	соцветие	7,5	52	12	86
	листья верхнего яруса	9,4	71	143	1083
	листья среднего яруса	10,0	104	147	1539
	листья нижнего яруса	6,4	73	115	1321
	стебли	2,1	17	9	76
	черешки	1,8	20	41	450
Белый	соцветие	1,7	13	10	86
	листья верхнего яруса	17,1	107	159	1001
	листья среднего яруса	24,7	177	199	1431
	листья нижнего яруса	18,2	111	152	1106
	стебли	2,0	18	10	91
	черешки	0,3	2	9	59
Синий	листья	13,2	100	—	—
	стебли	1,1	6		—

листьях почти в 20 раз больше, чем в стеблях. Если в стеблях желтого и белого люпинов содержание каротина достигает в среднем 175—185 *мг* на 1 *кг* сухого веса, то в стеблях синего люпина оно в три с лишним раза меньше.

В накоплении каротина в люпине и других бобовых растениях в процессе их развития наблюдается общая для всех растений закономерность. Содержание каротина в листьях этих видов и сортов увеличивается до начала цветения. В дальнейшем накопление его уменьшается с различной скоростью для каждого вида растений.

Уменьшение каротина в листьях с наступлением цветения объясняется, по-видимому, частичным переходом пигмента в репродуктивные органы. Если такое предположение правильно, то предупреждение цветения должно было бы в какой-то степени задержать уменьшение каротина в листьях в период цветения. С целью проверки такого предположения мы провели опыты по удалению соцветий у желтого и белого люпинов. Как только начали закладываться у люпина бутоны, их удаляли с растений. В течение лета в листьях этих растений периодически определяли количество каротина и хлорофилла. Одновременно определяли содержание каротина и хлорофилла в листьях люпина с неудаленными соцветиями. В результате сравнительного анализа было установлено, что в листьях безалкалоидного желтого люпина и в листьях белого люпина с удаленными соцветиями содержание каротина было выше,

Таблица 76

Влияние удаления соцветий на содержание каротина и хлорофилла в листьях малоалкалоидного желтого и белого люпинов

Дата взятия пробы	Люпин и его фаза развития	Количество каротина в *мг* на 100 *г*			Количество хлорофилла в *мг* на 100 *г*	
		сырого в-ва	сухого в-ва		сырого в-ва	сухого в-ва
18.VII	Желтый в фазе цветения					
	с неудален. соцветиями	8	78	100,0	152	1000
	с удален. соцветиями	10	92	118,6	152	1001
23.VII	с неудален. соцветиями	7	65	100,0	143	1293
	с удален. соцветиями	8	78	120,3	156	1425
23.VII	Белый с неудален. соцветиями	15	112	100,0	193	1448
	с удален. соцветиями	16	123	110,2	205	1487
1.VII	Желтый с неудален. соцветиями	14	99	100,0	178	1014
	с удален. соцветиями	15	106	107,1	172	1199
1.VII	Белый с неудален. соцветиями	19	107	100,0	185	1013
	с удален. соцветиями	21	118	110,4	178	1014
23.VII	Белый с неудален. соцветиями	15	98	100,0	173	1034
	с удален. соцветиями	16	105	118,3	163	1046
26.VII	Желтый с неудален. соцветиями	13	94	100,0	147	1539
	с удален. соцветиями	15	114	121,0	147	1581

чем в листьях люпина с неудаленными соцветиями (табл. 76). Из данных таблицы видно, что удаление бутонов у обоих видов люпина задержало уменьшение каротина в листьях в период цветения. Количество каротина в листьях растений желтого и белого люпинов с неудаленными соцветиями с наступлением цветения стало уменьшаться более резко, чем у растений с удаленными соцветиями.

Если количество каротина у растений с неудаленными соцветиями принять за 100%, то при удалении соцветий у желтого люпина оно было на 19—21 и у белого люпина на 10—11% выше, чем в контроле. На основании этих данных можно предположить, что одной из причин, приводящих к уменьшению каротина в листьях с наступлением цветения, является частичный переход каротина из листьев в органы размножения. Подтверждением этого может служить также и тот факт, что в цветках обоих видов люпина содержится большое количество каротина, тогда как в листьях в это время оно уменьшается. Как мы уже отмечали, в цветках желтого люпина содержание каротина в начале цветения достигает 527 *мг* и в цветках белого 132 *мг* на 1 *кг* сухого веса.

Следовательно, уменьшение каротина в листьях с наступлением цветения связано не только с деструкцией каротина в листьях, но и с частичным переходом его из листьев в репродуктивные органы. По-видимому, каротин играет какую-то

роль в процессах, связанных с репродукцией растений. Это предположение согласуется с работами С. И. Лебедева (1953), который на основании исследований содержания каротина в пыльце ряда растений и других опытов по изучению роли каротина в растении считает, что каротин участвует в биохимических реакциях, связанных с актом репродукции растений, в частности стимулирует рост пыльцевых трубок.

Одновременно с определением каротина мы определяли содержание хлорофилла в листьях люпина с удаленными и неудаленными соцветиями. Опыты показали, что содержание хлорофилла в листьях растений с удаленными соцветиями также несколько выше, чем в листьях растений с неудаленными соцветиями.

В период массового цветения и в конце его был произведен учет веса зеленой массы как с неудаленными, так и с удаленными соцветиями. При этом оказалось, что вес зеленой массы люпина с удаленными соцветиями у желтого люпина был на 22 и у белого на 26% выше, чем у контрольных растений. Количество листьев, особенно у белого люпина, при удалении соцветий было больше, чем у контрольных растений.

Аналогичные результаты при учете урожайности зеленой массы люпина с удаленными соцветиями были получены И. Г Стрелковым. Опыты, проведенные этим автором, показали, что удаление бутонов у горького синего люпина повысило урожай зеленой массы на 40 и у желтого кормового на 30% В связи с этим прием удаления соцветий может быть использован в практике как повышение питательной ценности и урожайности люпина на зеленый корм, сено и силос.

Таким образом, содержание каротина в разных видах люпина колеблется в широких пределах. Если исследованные нами виды и сорта люпина по количеству каротина в листьях расположить в убывающем порядке, то получим люпины белый, желтый, узколистный. Наиболее богаты каротином и хлорофиллом листья среднего яруса растений. Максимальная концентрация алкалоидов наблюдается в молодых листьях верхнего яруса.

Содержание каротина в листьях люпина сильно изменяется в течение вегетационного периода. Максимальное количество его у сортов желтого и белого люпинов содержится в период, предшествующий цветению. С наступлением цветения количество каротина начинает уменьшаться. Аналогичным образом изменяется и количество алкалоидов в процессе онтогенеза люпина.

Изучение влияния интенсивности освещения на содержание каротина и хлорофилла указывает на то, что для каждого вида растений существует своя оптимальная напряженность

света, при которой растение накапливает максимальное количество пигментов и органического вещества. Ослабление или усиление силы света по сравнению с оптимумом вызывает уменьшение количества пигментов.

Уменьшение интенсивности освещения до 30% привело к повышению содержания каротина у желтого люпина на 10—15% и не снизило урожай его зеленой массы. Уменьшение интенсивности освещения у белого люпина снижало количество каротина в растении и урожай зеленой массы. Уменьшение интенсивности освещения особенно отрицательно сказалось на величине площади листа белого люпина. Так, при уменьшении интенсивности освещения на 25% площадь листа к периоду достижения его максимальной величины была меньше на 30—35%, а при уменьшении интенсивности освещения на 50% — в два раза по сравнению с контролем.

Удаление соцветий у желтого и белого люпинов повышает содержание каротина и хлорофилла в листьях этих растений на 22% по сравнению с растениями, у которых соцветия не удалялись. При удалении соцветий в листьях декапитированных растений повышается также содержание алкалоидов. Одновременно с этим урожай зеленой массы при удалении соцветий люпина увеличивается на 26%. Уменьшение количества каротина в листьях с наступлением цветения можно объяснить частичным переходом каротина из листьев в органы размножения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различные виды люпина значительно отличаются между собой по количественному содержанию, качественному составу и динамике накопления белковых веществ, алкалоидов и каротина. Накопление этих веществ в люпине, как и продуктивность в целом, зависит от биологических особенностей отдельных видов, разновидностей и форм люпина и условий их выращивания.

Содержание белковых веществ в люпине колеблется в очень широких пределах и составляет в семенах отдельных его видов от 25 до 50% и более. Значительные различия в содержании белков наблюдаются и между сортами внутри вида. Количество белковых веществ у исследованных нами сортов желтого люпина в зависимости от условий выращивания колеблется от 38 до 46%, у белого — от 29 до 38 и узколистного — от 29 до 33%. Белки люпина состоят главным образом из солерастворимых, водорастворимых и растворимых в щелочном растворе. Наибольший процент у всех исследованных видов и форм люпина составляют солерастворимые белки. В зависимости от вида и сорта солерастворимая часть белков составляет 39—61% от суммы извлеченных белков, или же 14—26% от сухого веса семян. Водорастворимая часть занимает промежуточное положение между солерастворимыми и щелочерастворимыми белками и составляет 25—42% от общего количества извлеченных белков, или же 12—16% от веса семян. Белки, растворимые в щелочном растворе, у всех видов и сортов люпина не превышают 10—11% от общего количества извлеченных белков, или же 1,5—4,0% от веса семян.

В семенах люпина имеется еще некоторая часть белков, не извлекаемых перечисленными растворителями. Указанное соотношение белков характерно только для семян люпина. В листьях же белок представлен в основном водорастворимой фракцией. В зависимости от фазы развития водорастворимая часть белков в листьях желтого люпина составляет 50—

90%. Электрофоретическое изучение также показало разнородность белков люпина, извлекаемых отдельными растворителями.

Солерастворимая часть белков, например, семян желтого, белого и узколистного люпинов состоит из трех фракций. По качественному составу аминокислот белков и свободных аминокислот разные виды и формы люпина почти не отличаются, и этот признак может быть характерным для рода люпина в целом.

В составе белков семян всех исследованных видов люпина имеются следующие аминокислоты: цистин, лизин, гистидин, аргинин, аспарагиновая кислота, глицин, серин, глютаминовая кислота, аланин, тирозин, валин, метионин, триптофан, лейцин, изолейцин, пролин, фенилаланин, аминомасляная кислота. Эти аминокислоты содержатся в растениях люпина и в свободном состоянии. Количественное содержание отдельных аминокислот и соотношение их у разных видов и форм люпина различно и зависит как от вида и сорта, так и условий произрастания.

Содержание алкалоидов у разных видов и сортов люпина, культивируемых в Советском Союзе, колеблется от тысячных долей до 3—4% и более. Количество алкалоидов в семенах исследованных нами форм и сортов узколистного люпина варьировало от 0,05 до 3% и у желтого люпина — от следов до 1,20%. Свойство более или менее интенсивно синтезировать и накапливать алкалоиды является наследственным. Вместе с тем большое влияние на образование и накопление их оказывают экологические факторы. Содержание алкалоидов у малоалкалоидных форм люпина, обусловленное почвенно-климатическими и метеорологическими факторами, может изменяться в 2—3 раза. В годы с сухим, жарким, солнечным вегетационным периодом происходит более интенсивное образование алкалоидов и накопление их в растениях, чем в годы с относительно большим количеством осадков и менее теплым вегетационным периодом.

Изучение состава алкалоидов показало, что количество их значительно больше, чем до этого считалось. У исследованных нами 18 видов люпина было обнаружено от 1 до 7 алкалоидов. Наиболее широкое распространение в люпине имеют люпанин и спартеин. Некоторые алкалоиды являются характерными для отдельных видов люпина, а некоторые из них, как например спартеин и люпинин, распространены также в растениях других родов.

Алкалоиды находятся во всех органах и частях люпинового растения, но распределение их в растении неравномерно. Больше всего алкалоидов накапливается в семенах. Минимальное по сравнению с другими органами количество их на-

ходится в корнях. Содержание алкалоидов в стеблях и листьях зависит от положения их на растении. Содержание и концентрация алкалоидов увеличивается от основания к точке роста стебля.

В молодых, растущих частях растения качественный состав алкалоидов, как правило, более сложный и представлен большим числом компонентов по сравнению с более старыми органами и частями растения.

Наблюдения за динамикой накопления алкалоидов в растениях люпина в процессе их роста и развития показали, что содержание алкалоидов в течение всего цикла развития растений подвержено сильным изменениям. В листьях белого и желтого люпинов, начиная с момента их появления, происходит постепенное увеличение количества алкалоидов, продолжающееся до начала цветения растений, а затем по мере дальнейшего развития растения уменьшается, снижаясь к концу вегетации в 2—3 раза, а иногда и больше по сравнению с началом цветения. Уменьшение алкалоидов в листьях и других вегетативных органах люпина с наступлением репродуктивной фазы его развития можно частично объяснить передвижением их из вегетативных органов в репродуктивные. Это заключение можно было бы подтвердить тем, что с уменьшением количества алкалоидов в листьях с наступлением цветения происходит одновременно накопление их в органах плодоношения, а при удалении у растений цветочных бутонов в самом начале формирования в листьях таких декапитированных растений содержание алкалоидов больше, чем в листьях растений с неудаленными соцветиями. Однако количество алкалоидов в репродуктивных органах не может полностью компенсировать их уменьшение в вегетативных органах, которое имеет место с наступлением репродуктивной фазы развития люпинового растения. Поэтому, кроме передвижения, уменьшение алкалоидов с наступлением репродуктивной фазы развития люпина может происходить также и вследствие их превращения.

Изменение процентного и абсолютного количества алкалоидов и соотношения между отдельными их компонентами в алкалоидном комплексе в процессе роста и развития растений люпина, а также более сложный качественный состав и максимальная концентрация их в молодых, растущих частях люпинового растения, где происходит интенсивный обмен веществ, дает основание считать, что алкалоиды являются не конечным продуктом обмена или его отбросом, а принимают участие в процессах метаболизма. Основная роль в образовании алкалоидов принадлежит надземной части, причем, кроме листьев, значительная часть алкалоидов синтезируется также в молодых тканях стебля.

Данные исследований по изучению локализации и динамики алкалоидов и белковых веществ, а также по влиянию экологических факторов на образование алкалоидов и белковых веществ в растениях люпина показывают, что существует связь между накоплением алкалоидов и белковых веществ и некоторых аминокислот. Имеется определенная закономерность в распределении алкалоидов и белковых веществ в отдельных органах и частях люпинового растения и в динамике накопления их в процессе роста и развития растений, а также в параллельном влиянии некоторых экологических факторов на образование алкалоидов и белковых веществ. Алкалоидов накапливается больше всего в тех органах, в которых больше содержится белковых веществ. В процессе онтогенетического развития люпина происходит закономерное изменение и алкалоидов и белковых веществ. Как правило, происходит параллельное изменение алкалоидов и белковых веществ под влиянием климатических и метеорологических факторов.

Вместе с тем эти взаимосвязанные процессы находятся в большой зависимости от ряда других факторов и при известных условиях синтез алкалоидов в люпиновом растении может подавляться, тогда как синтез и накопление белковых веществ могут продолжаться и в зависимости от условий произрастания признак алкалоидности у люпина появляетя то сильнее, то слабее, вплоть до полного исчезновения его в люпине. Экспериментальных данных, раскрывающих химизм этой связи, пока недостаточно.

Большое значение для процесса образования и накопления алкалоидов в растениях люпина, как и белковых веществ, имеют условия минерального питания. При этом различные элементы и разные дозы и сочетания их по-разному влияют на синтез и накопление алкалоидов в люпине. Азот и фосфор оказывают заметное действие на накопление алкалоидов в растениях лишь при одностороннем их внесении и в дозе свыше 30 *кг/га*. Калий снижает накопление алкалоидов в растении. При совместном внесении фосфора и калия содержание алкалоидов уменьшается с уменьшением отношения фосфора к калию. Минимальное количество алкалоидов в растениях люпина накапливается при равномерном распределении фосфора и калия в почве. Бор и молибден являются эффективным средством повышения продуктивности и качественного улучшения люпина. Бор оказывает большое влияние на многие физиологические и биохимические процессы, происходящие в люпине. Он положительно влияет на процессы роста и развития растения, усиливает рост корневой системы и надземной массы, способствует развитию репродуктивных органов, семенной продуктивности и повышает урожай вегетативной массы. Бор также благотворно влияет на накопление белко-

вых веществ, повышая содержание их в люпине. Одновременно с этим бор снижает содержание алкалоидов. Под влиянием бора увеличивается также поступление калия в растения люпина и уменьшается заболеваемость люпина различными болезнями.

Внесение молибдена под посев люпина на супесчаных подзолистых почвах также снижает содержание в нем алкалоидов, увеличивает накопление надземной массы, оказывает положительное влияние на рост корневой системы люпина и повышает содержание в нем белковых веществ.

Таким образом, значение бора и молибдена при внесении их под посев люпина заключается не только в том, что они являются катализаторами, ускоряющими физиологические и биохимические процессы и способствующими повышению урожая люпина, но и в том, что они изменяют направленность происходящих биохимических и физиологических процессов в люпине, изменяя его качество.

Марганец и медь в невысоких дозах заметного действия на изменение азотистого обмена в растениях люпина в условиях проведенных полевых опытов на супесчаной подзолистой почве не оказывают. Марганец в дозе 10 *кг/га* увеличивает накопление алкалоидов в люпине.

Сопоставление полученных нами данных о влиянии макро- и микроэлементов (фосфора, калия, азота, бора, молибдена, марганца) на накопление алкалоидов в люпине с данными других авторов о действии различных удобрений на накопление алкалоидов у других растений указывает на то, что эти элементы питания, как и органические удобрения, оказывают аналогичное действие на накопление алкалоидов как у люпина, так и у других растений.

Исходя из данных наблюдения за динамикой каротина и хлорофилла, можно считать, что существует тесная коррелятивная связь в накоплении этих пигментов в растениях люпина в процессе их роста и развития. Имеется также определенная закономерность и связь в распределении этих веществ в люпине, а также в адекватном влиянии на их накопление интенсивности освещения, температуры и некоторых других экологических факторов.

Полученные данные о действии разных элементов минерального питания и других факторов на образование и накопление алкалоидов, белковых и других веществ в люпине позволяют наряду с другими мероприятиями обеспечить более стойкое пониженное содержание алкалоидов в кормовых сортах люпина и более длительную их культуру с устойчивыми химическими признаками и высокими питательными качествами.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамова Б. Фармация (Болг.), № 4, 1955.
Аксельрод Д. М. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 8, 1939.
Александров Ф. А. ДАН СССР, **XVII**, № 6, 1949.
Алексеев Е. К. Люпиновое удобрение — основа песчаного хозяйства. М., 1922.
Алексеев Е. К., Турлапова А. П. К вопросу о границах возделывания узколистных люпинов. Новозыбков, Сельхозгиз, 1927.
Алексеев Е. К. Люпин в Белорусской ССР. Минск, 1947.
Алексеев Е. К. Зеленое удобрение в СССР. М., 1948.
Алексеев Е. К., Стрелков И. Г Люпины в БССР. Минск, 1950.
Алексеев Е. К. Сидеральные удобрения в БССР. Минск, 1951.
Алексеев Е. К. Посевы в БССР однолетних люпинов на семена, удобрение и корм. Минск, 1952.
Алексеенко А. И. Селекция и семеноводство, № 11, 1951.
Арешкина Л. Я. Биохимия, **22**, вып. 3, 1957.
Арешкина Л. Я. Биохимия, **16**, вып. 5, 1951.
Андреева Н. М. Сб. тр. Белор. н.-и. ин-та землед., вып. 5, 1952.
Атабекова А. И. Изв. с.-х. акад. им. Тимирязева, № 2, 1955.
Атабекова А. И. Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 33, 1959.
Атабекова А. И. Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 40, 1960.
Атабекова А. И., Маисурян Н. А. Изв. с.-х. акад. им. Тимирязева, вып. I, 1962.
Баженова М. И. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 3, 1945.
Баженова М. И. Сб. работ Новозыб. опыт. станции ВИУАА, 1955.
Баславская С. С. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1945.
Барбацкий С. Люпин. М., 1959.
Березова Е., Фадеева А. Агробиология, № 1, 1950.
Беренштейн Ф. Я. Успехи совр. биологии, **XXV**, вып. 2, 1948.
Беренштейн Ф. Я. Успехи совр. биологии, **29**, вып. 2, 1950.
Биохимия культурных растений. **2**, Л., Сельхозгиз, 1938.
Благовещенский А. В. Проблемы ботаники, вып. III, 1958.
Благовещенский А. В. Биохимия обмена азотсодержащих веществ в растениях. М., 1958.
Бобко Е. В., Кедрова-Зихман О. Э., Данкова М. В. Химизация соц. земледелия, № 2, 1934.
Бобко Е. В., Церлинг В. В. Бот. журнал СССР, **23**, № 1, 1938.
Бобко Е. В., Саввина А. Г ДАН СССР, **29**, № 7, 1940.
Болотов К. Д. Кормовая база, № 6, 1951.
Болотов К. Д. Кормовой люпин. М., Сельхозгиз, 1958.
Бояркин А. Н. Физиология растений, **3**, вып. 4, 1956.
Бояркин А. Н. Физиология растений, **5**, вып. I, 1958.
Бузовер Д. Я. ДАН СССР, **7**, № 6, 1951.
Будрин П. В. Бобовые зерновые растения. М., 1920.
Вавилов Н. И. Тр. прикл. бот., ген. и сел., прилож. **54**, 1932.

Васильев Г. А. Семеноводство, № 1, 1938.
Васильев И. В. ДАН СССР, **30**, № 6, 1940.
Васильев И. М. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та зерн. хоз-ва, вып. 2, 1939.
Васильев Н. И. Опытная агрономия, № 4, 1900.
Вевюровский М. Рефер. V Междунар. биохим. конгр., II, 1961.
Вильдфлуш Р. Т. Тр. Бел., с.-х. академии, **VIII**, 1940.
Власюк П. А. ДАН СССР, **2**, № 2, 1940.
Власюк П. А. Сб. примен. микроэл. в с.-х. и медицине, Рига, 1956.
Вечер А. В., Матошко И. В., Носонович Л. И. ДАН БССР, **6**, № 11, 1962.
Вышинский А. М., Закирова М. П., Лысый Ю. Б. Научн. тр. Укр. ин-та соц. земл., 7, 1954.
Гарбузова А. П. В кн.: «Пути повышения активности клубеньковых бактерий». М., 1948.
Гарбузова А. П. Природа, № 7, 1949.
Генри Т. А. Химия растительных алкалоидов. М., Госхимиздат, 1956.
Годнев Т. Н., Калишевич С. В. ДАН СССР, **II**, № 2, 1936.
Годнев Т. Н., Мироненко А. В. Сб. научн. тр. Ин-та биологии АН БССР. Минск, вып. I, 1950.
Годнев Т. Н. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. Минск, 1952.
Годнев Т. Н., Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 4, 1953.
Гусева А. Р., Пасешниченко В. А. Биохимия, **23**, вып. 3, 1958.
Доросинский Л. М., Авров О. Е. Земледелие, № 5, 1962.
Дагис И. К. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и медицине», Рига, 1956.
Давыдов Н. И. Тр. Чувашского сельхоз. ин-та, Чебоксары, Сельхозизд., **2**, 1950.
Демьянович А. М. Изв. ТСХА, № 3, 1954.
Дорожкин Н. А., Кустова А. И. Сб. тр. Ин-та соц. с. х. АН БССР, вып. 3, 1955.
Дробков А. А. Рефер. докл. конф. микроэлементам. М., АН СССР, 1950.
Дроздов Н. С. Тр. конф. биохимии Моск. зоотехнич. ин-та. М., 1945.
Ермаков А. И., Приземина Э. П., Шарапов Н. И., Шифрина Х. Б. Тр. по прикл., бот., ген. и селекции, № 10, 1935.
Ермоленко Н. Ф., Лупинович И. С. Изв. АН БССР, № 5, 1948.
Ермоленко Н. Ф., Новикова Е. Н. Изв. АН БССР, № 3, 1948.
Жуковский П. М. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, **21**, вып. I, 1928.
Жуковский П. М. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, прил. 54, 1932.
Забоев С. А. ЖОХ, **XVIII**, вып. 2, 1948.
Зеленский М. А., Киянница В. П. В кн.: «Произв. и использ. люпина в сельском хозяйстве», Киев, 1959.
Золотницкая С. Я. Тр. Бот. сада АН АрмССР, **2**, 1949.
Золотницкая С. Я. Изв. АН АрмССР, **6**, № 5, 1953.
Иванов Н. Н., Лаврова М. Н. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, **25**, вып. I, 1931.
Иванов Н. Н. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, прил. 54, 1932.
Иванов Н. Н., Смирнова М. И. Проблема безалкалоидного люпина, Л., 1932.
Иванов Н. Р., Якубцев Х. И. Люпин. Возделывание на зеленое удобрение и семена. Лениздат, 1949.
Ильин Г С. Тр. Гос. ин-та табаководства, вып. 57, 1926.
Ильин Г. С. Биохимия, **14**, вып. 6, 1949.
Ильин Г. С. ДАН СССР, **59**, № 1, 1958.
Ильин Г С. Физиология растений, **2**, вып. 6, 1955.
Ильин Г. С., Ловкова М. Я. Биохимия, **23**, вып. 6, 1958.
Ильин Г. С., Ловкова М. Я. Биохимия, **24**, вып. 2, 1959.

Калантарь М. С. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 15, 1939.
Калер Л. Б., Гиндлер Э. Г., Малявко Э. С., Рытова Е. Н. Сб. «Белки в промышл. и сельск. х-ве», М., Изд. АН СССР, 1952.
Картвелишвили М. Г ДАН СССР, **XXXI**, № 8, 1941.
Каталымов М. В. Значение бора в земледелии. М., Сельхозгиз, 1948.
Катон, Варрон, Колумелла, Плиний. О сельском хозяйстве. М., Сельхозгиз, 1937.
Кацнельсон М. М., Кабачник М. И. ДАН СССР, **4**, 1936.
Кацнельсон М. М., Кабачник М. И. ДАН СССР, **1**, № 2, 1935.
Кияк Г. С. Кормовой люпин. Киев, 1957.
Клименко В. Г. ДАН СССР, **7**, № 1, 1950.
Клышев Л. К. Изв. АН КазССР, № 39, вып. 2, 1947
Кедров-Зихман О. К., Осина А. А., Милокова С. М., Данкова М. Г. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 8, 1938.
Ковалева Н. В., Школьник М. Я. ДАН СССР, **96**, № 4, 1954.
Кормовые люпины. Сб. статей под ред. Алексеева Е. К. М. Сельхозгиз, 1953.
Красулина М. И. Тр. Всес. н.-и. ин-та зерн. х-ва зернобобовых культур, № 4, 1938.
Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М., 1952.
Кузнецов С. Г Бюлл. Сумской опытной станции, вып. II, 1946.
Кульжинский С. П. За кормовую базу, № 1, 1932.
Кун Р. Успехи совр. биологии, **14**, вып. I, 1941.
Ланцель, Мангольд. Проблема животноводства, № 2, 1936.
Лащук Г И. ДАН СССР, **64**, № 3, 1949.
Лебедев С. И. Сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных», М., Изд. АН СССР, 1952.
Лебедев С. И. Физиологическая роль каротина в растении. Киев, 1953.
Левин Я. С. Доклады ВАСХНИЛ, вып. 4, 1947.
Левин Я. С., Савинская Б. Ф., Болотов К. Д Вопросы кормодобыв., вып. 2, 1949.
Левин Я. С. Кормовой люпин, М., Сельхозгиз, 1950.
Леонтьев И. Ф. Природа, № 4, 1948.
Либкинд Б. М. Люпин. М.—Л., Сельхозгиз, 1931.
Ловкова М. Я., Ильин Г. С. Биохимия, **26**, вып. I, 1961.
Ловкова М. Я., Ильин Г. С. Биохимия, **27**, вып. 4, 1962.
Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.—Л., Сельхозгиз, 1935.
Майсурян Н. А. Докл. Моск. с.-х. академии им. Тимирязева, вып. 12, 1950.
Майсурян Н. А. Изв. Тимир. с.-х. академии, № 1, 1952.
Майсурян Н. А. ДАН АН АрмССР, **XXII**, 1956.
Майсурян Н. А. В кн.: «Производство и использование люпина в сельском хозяйстве». Киев, 1959.
Майсурян Н. А., Эдельштейн М. М. Вестник с.-х. науки, № 8, 1960.
Майсурян Н. А., Эдельштейн М. М. Вестник с.-х. науки, № 1, 1961.
Майсурян Н. А. Изв. АН СССР, серия биол., № 5, 1962.
Майсурян Н. А., Эдельштейн М. М. В кн. «Люпин», М., 1962.
Малыгин Ю. Н. Многолетний люпин в нечерноземной полосе. Докт. дис., М., 1954.
Макаро И. Л. Тр. Белор. с.-х. академии, **VIII**, 1940.
Маркова С. И. Советск. агрономия, № 3, 1951.
Мангольд Е., Штамм. Сов. животноводство, № 8, 1936.
Машковский М. Д. Фармакология и токсикология, 13, № 2, 1950.
Матушинский В. А. Селекция и семеноводство, № 2, 1938.

Машковский М. Д., Рабкина Л. Е. Бюлл. эксп. биологии и медицины, № 8, 1948.
Машковцев М. Ф., Сиротенко А. А. ДАН СССР, **70**, № 3, 1951.
Машковцев М. Ф., Сиротенко А. А. Сб. н.-и. работ Всес. н.-и. ин-та табака и махорки, вып. 149, 1956.
Меркулов Л. Г Фармакология и токсикология, **II**, вып. I, 1939.
Меркулов Л. Г. Фармакология, **I**, вып. 1, 1938.
Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 4, 1949.
Мироненко А. В. Сб. научн. тр. Ин-та биол. АН БССР, вып. 3, 1952.
Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 6, 1953.
Мироненко А. В. Кормовые бобовые растения как источник витаминов для сельскохозяйственных животных, Минск, 1954.
Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 3, сер. биол., 1956.
Мироненко А. В., Казанович Я. Н. Изв. АН БССР, № 2, 1956.
Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 5, 1955.
Мироненко А. В. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1956 г., вып. 2, Минск, 1957.
Мироненко А. В., Казанович Я. Н. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1956 г., Минск, 1957.
Мироненко А. В., Рыховская М. А. ДАН БССР, **2**, № 8, 1958.
Мироненко А. В., Годнева М. Т. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1957 г., вып. 3, Минск, 1958.
Мироненко А. В. Биохимия и физиология растения, Минск, 1958.
Мироненко А. В. ДАН БССР, **2**, № 3, 1958.
Мироненко А. В., Спиридонова Г. И., Масько А. А. ДАН БССР, **3**, № 2, 1959.
Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 1, 1959.
Мироненко А. В., Годнева М. Т., Масько А. А. ДАН БССР, **III**, № 4, 1959.
Мироненко А. В., Спиридонова Г И. ДАН БССР, **3**, № 7, 1959.
Мироненко А. В. Сельское х-во Белоруссии, № 7, 1959.
Мироненко А. В., Спиридонова Г. И., Носонович Л. С. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1958 г., вып. 4, Минск, 1960.
Мироненко А. В., Годнева М. Т. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1958 г., вып. 4, Минск, 1960.
Мироненко А. В. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1958 г., вып. 4, Минск, 1960.
Мироненко А. В., Спиридонова Г И. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1959 г., вып. 5, Минск, 1960.
Мироненко А. В. ДАН БССР, **5**, № 2, 1961.
Мироненко А. В., Спиридонова Г И. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР за 1960 г., вып. 6, Минск, 1961.
Мироненко А. В. Изв. АН БССР, № 4, сер. биол. наук, 1961.
Мироненко А. В., Спиридонова Г И., Можар Т. А. ДАН БССР, **VI**, № 4, 1961.
Мироненко А. В., Спиридонова Г И., Можар Т. А. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР, № 7, 1962.
Мироненко А. В., Забенькова К. И. Изв. АН БССР, сер. биол. наук, № 1, 1963.
Мироненко А. В., Забенькова К. И. ДАН БССР, **7**, № 3, 1963.
Мироненко А. В., Спиридонова Г И., Можар Т. А. ДАН БССР, **7**, № 4, 1963.
Мироненко А. В., Спиридонова Г. И., Забенькова К. И., Бережная Л. И., Можар Т. А. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР (физиология и биохимия растений), № 8, 1964.
Мироненко А. В. Тезисы докл. I Всес. биохим. съезда, вып. III, Л., Изд. АН СССР, 1964.

Мироненко А. В., Спиридонова Г И. Тезисы докл. I Всес биохим. съезда, вып. III, Изд АН СССР, 1964.
Мороз А. И., Савичев Л. Люпин. Орел, 1939.
Мошков Б. С., Смирнова М. И. ДАН СССР, **24**, № 1, 1939.
Нагорская М. Д. Сб. научн. трудов Бел. ин-та земледелия, вып. 5, Минск, 1958.
Нагорская Е. Д. Изв. АН БССР, вып. 5, 1948.
Наумов П. А. Записки Детскосельской бот. опыт. станции, вып. 6, Л., 1929.
Орехов А. П. Химия алкалоидов. М., 1955.
Орехов А. П., Меньшиков Г. П. Бюлл. НИИХФИ, № 1, 1931.
Осборн Т. Растительные белки, М.—Л., 1935.
Панащенко А. Д. Фармакология и токсикология, **IX**, № 4, 1946.
Пасхина Т. С. Биохимия, **19**, вып. 6, 1959.
Пейве Я. В. Микроэлементы в нечерноземной полосе СССР. М., 1954.
Пейве Я. В. Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР, **XXI**, 1961.
Пейве Я. В., Круй А. Е. ДАН СССР, **117**, № 5, 1958.
Пейве Я. В., Жизневская Г Я. Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР, 21, 1961.
Плешков Б. П. Изв. с.-х. академии им. Тимирязева, № 6, 1961.
Поспелов И. А. Борные удобрения на подзолистых почвах СССР М., 1947.
Потресова М. А. Агробиология, № 3, 1950.
Потресова М. А. Изв. АН БССР, № 3, 1951.
Прахин М. Е. Тр. Всес. ин-та животн., **18**, 1950.
Прокошев С. М., Петроченко Е. И., Ильин Г С., Баранова В. З., Лебедева. ДАН СССР, **83**, № 6, 1952.
Прянишников Д. Н. Вест. сельск. х-ва № 8, 1902.
Прянишников Д. Н. Люпин, фосфорит и азот в безнавозном хозяйстве. М., 1919.
Прянишников Д. Н. Изв. Петровск. с.-х. акад., вып. 1—4, 1920.
Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и земледелии СССР. Изд. АН СССР, 1945.
Разумовская З. Г Васильева. Научн. бюлл. Ленингр. универ., № 32, 1954.
Ратнер Е. И., Буркин И. А. Молибден и урожай. М., 1959.
Резникова А. П. Сов. агрономия, № 2, 1950.
Рубин Б. А., Германова В. Ф. Успехи совр. биологии, **XV**, вып. 3, 1957.
Руководство по апробации сельскохозяйственных культур, **II**, М., Сельхозгиз, 1949.
Рыбаков Е. Г Колхозное опытничество, № 7, 1938.
Садыков А. С. Химия алкалоидов *Anabasis aphylla*. Ташкент, 1956.
Садыков А. С., Лазурьевский Г ЖОХ, **13**, вып. 4—5, 1943.
Савинская В. Ф. Вопросы кормодобывания, вып. 3, 1951.
Саввичев К. И. Люпин. Брянск, 1949.
Саввичев К. И. Сб. работ Новозыбковской опытной станции ВИУАА, 1955.
Савицкий М., Прокопчук Н. Семеноводство, № 1, 1933.
Свирский Я. Н. Селек. и семенов., № 12, 1935.
Свирский Я. Н. Селек. и семенов., № 3, 1947.
Свирский Я. Н. Соц. земл., № 32, 1952.
Свирский Я. Н. Культура люпина и его семеноводство в БССР, Минск, 1956.
Селекция и семеноводство кормового люпина. Сб. раб. под ред. Н. А. Майсуряна. М., 1964.
Синская Е. Н. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, **14**, вып. 5, 1924.
Смирнова-Иконникова М. И. В кн.: «Биохимия культурных растений», **2**, Л., 1938.

Смирнова-Иконникова М. И., Мошков Б. С. Сов. бот., № 1—2, 1941.
Смирнова-Иконникова М. И. Селекция и семеноводство, № 1, 1947.
Смирнова-Иконникова М. И., Веселова Е. П. ДАН СССР, 77, № 6, 1951.
Смирнова-Иконникова М. И. Веселова Е. П. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 30, вып. 2, 1953.
Смирнова-Иконникова М. И. Вестник с.-х. науки, № 7, 1962.
Сисакян Н. М., Бензингер Э. Н., Гумилевская Н. А. ДАН СССР, 91, № 4, 1953.
Соколов В. С. Природа, № 12, 1949.
Соколов В. С. Алкалоидоносные растения СССР, Л., 1952.
Соколов В. С., Ильин Г. С. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1961
Соколов Г. М. Тр. ВАСХНИЛ, № 1, 1940.
Стайлс В. Микроэлементы в жизни растений и животных. М., ИЛ, 1949.
Стрелков И. Г. Изв. АН БССР, № 5, 1949.
Стрелков И. Г. Культура кормовых люпинов в БССР, Минск, 1952.
Стрелков И. Г. Люпины и их применение в БССР. Минск, 1954.
Стрелков И. Г. В кн.: «Производство и использование люпина в сельском хозяйстве». Киев, 1959.
Сухоруков К. Т., Бородулина Н. А. Тр. Всес. ин-та лекарствен. и аромат. растений, 1, 1932.
Тимирязев К. А. Земледелие и физиология растений, 2, 1949.
Тимофеюк К. М. Научно-агрономич. журн., № 11, 1929.
Титов Т. Ф. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 6, 1931.
Турбин Н. В., Анохина В. С. Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., 68, 1963.
Турбин Н. В., Мироненко А. В., Анохина В. С., Забенькова К. И. Тезисы докл. Всес. биохим. съезда, Л., Изд. АН СССР, 1964.
Турбин Н. В., Мироненко А. В., Спиридонова Г И., Анохина В. С. ДАН СССР, 155, № 2, 1964.
Тушнякова М. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 10, 1944.
Тулин А. С. Почвоведение, № 3, 1940.
Успенская Ж. В., Кретович В. Л. В сб.: «Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений», Изд. АН СССР, 1962.
Федотов В. С. Тр. прикл. бот., ген. и селекции, прилож. 54, 1932.
Федотов В. С. Селекция и семеноводство, № 12, 1936.
Федотов В. С. Соц. сельск. х-во, № 4—5, 1946.
Федотов В. С. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 28, вып. 1, 1948.
Федотов В. С. Сов. агроном., № 8, 1959.
Фейгинсон Н. И. Агробиология, № 2, 1946.
Фесенко Н. В. Сел. и семеноводство, № 2, 1951.
Церлинг В. В. Сб.: «Применение микроэлементов», М., 1941.
Чернавина И. А. Реф. докл. на конф. по микроэл., М., 1950.
Чубарян Т. Г., Азарян В. А. Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, № 14, 1954.
Шарапов Н. И. Тр. прикл. бот., ген. и селекции, прил. 54, 1932.
Шарапов Н. И. Семеноводство, № 5, 1934.
Шарапов Н. И. Соц. растениеводство, № 21, 1937.
Шарапов Н. И. Люпин. М.—Л., 1949.
Шёпф К. Успехи химии, IX, вып. 9, 1940.
Шерстнев Е. А., Куриленок Г. В. ДАН СССР, 142, № 5, 1962.
Шмук А. А., Костов Д., Бороздулина А. С. ДАН СССР, 25, № 6, 1930
Шмук А. А., Смирнова А., Ильин Г С. ДАН СССР, 32, № 5, 1941.

Шмук А. А. Усп. совр. биологии, **21**, вып. I, 1946.
Школьник М. Я. Природа, № 7—8, 1949.
Школьник М. Я., Макарова Н. А. ДАН СССР, **68**, № 1, 1949.
Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. Л., 1950.
Школьник М. Я. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1955.
Школьник М. Я. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1960.
Школьник М. Я. Ботан. журн., № 2, 1961.
Школьник М. Я., Маевская. Физиология растений, вып. 3, 1962.
Шутов Г К. Возделывание кормовых люпинов в колхозах БССР. Минск, 1957.
Эдельштейн М. М., Козьмина В. К. Докл. Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева, вып. 77, 1962.
Юхимчук Ф. Ф. Люпин в земледелии. Киев, 1963.
Abderchalden E. und Herrick J. Zeitschr. Physiol. Chemie., **45**, 1905.
Aronoff. Plant. Physiol., **31**, N 5, 1956.
Barbacki S., Jankowski S. Roczn. nauk Roln., **70**, z. 4, 1955.
Bathner-By A. A., Dawson R. Experiment, N 4, 1956.
Byerrum R., Hamill R. Balch. J. Biol. Chem., N 2, 1954.
Baumert G. Ber. Dtsch. Chem. Gesell., **14**, 1881.
Birecka H., Rybicka H., Scibor-Marchocka A. Acta Biochim. Polon., **1**, 1959.
Birecka H., Rybicka H., Szymanska W. Acta soc bot. Polon., **29**, **N 2**, 1960.
Birecka H., Sebylla T. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol. N 5, 1960.
Birecka H., Szclarek D., Mazan D. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol., **8**, N 5, 1960.
Birecka H., Nalborzyk E., Sebylla T. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol., **8**, N 5, 1960.
Birecka H., Sebylla T., Nalborczyk E. Acta soc. bot. Polon., **25**, N 2, 1959.
Birecka H., Nalborczyk E. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol., **9**, N 10, 1961.
Birecka H., Zebrowska J. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol., **8**, N 8, 1960.
Birecka H., Zebrowska J. Acta soc. Potan. Polon., **31**, N 3, 1962.
Birecka H., Wojcieska U. Acta soc. Botan. Polon., **31**, N 2, 1962.
Birecka H. Acta soc. Botan. Polon., **31**, N 3, 1962.
Birecka H. Acta soc. Botan. Polon., **32**, N 1, 1963.
Birecka H. Bull. Acad. Polon. sci., **11**, N 7, 1963.
Byszewski W. Hodowla Roslin. aclimatyzacia i nasiennictwo, **1**, z. 3, 1957.
Burzynska W., Toczko M., Breski W Reifer J. Acta soc. bot. Polon., **31**, N 3, 1962.
Boas F., Merkenschlager F. Die Lubine als objekt der Pflanzenforschug, 1923.
Bode F. Biochem. Zeitschr., N **6**, 1955.
Bohl K. Zesz. Probl. Postep. Naun Roln., z. 20, 1960.
Bose B. C., De N. N., Dalal I. H. Indian J. Med. Res., **44**, N 1, 1956.
Brahm C. Angew. Chem., **35**, 1922.
Brahm C., Andersen G. Angew. Chem., **39**, 1926.
Bratek M., Wiewiorowski M. Roczniki Chemii., **33**, N 4—5, 1959.
Bratek-Wiewiorowska M. D., Wiewiorowski M., Reifer J. Bull. Acad. Polon. Sci., **XI**, N 11, 1963.

Cassola. Liebigs Annal. Chem., 308, 1935.
Clemo G. R., Romage G. R. J. Chem. soc., p. 437, 1931.
Clemo G. R., Ramage G. R. Chem. soc., p. 3190, 1931.
Clemo G. R., Romage G. R., Raper R. J. Chem. soc. p. 2959, 1932.
Clemo G. R., Raper R. J. Chem. soc., N 7, 1933.
Clemo G. R., Marion, Raper R. J. Chem. soc., p. 1935, 1947.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **56**, N 1, 1934.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **56**, N 6, 1934.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **58**, N 7, 1936.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **62**, N 3, 1940.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **62**, N 4, 1940.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **61**, N 12, 1939.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **47**, N 10, 1925.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **56**, N 11, 1934.
Couch I. F. J. Res., **32**, 1926.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **56**, p. 2434, 1934.
Couch I. F. J. Amer. Chem. soc., **46**, N 11, 1924.
Chwalibod I., Brzozowski B. Medycyna weterynaryjna, N 1, 1955.
Dawson R. F. Alkaloid biogenesis. Advances in enzymology, **VIII**, 1948.
Dawson R., Christman D., Anderson R., Solt M., D'Adamo A., Weiss U. J. Amer. Chem. soc., **78**, N 11, 1956.
Droese I., Stawicka D., Toczko M., Niziolek S., Reifer I., Brzeski N. Acta Biochim Pol., **VII**, N 4, 1960.
Fruwirt C. Handbuch des Hulsenfruchterbaues, 1919.
Guillaume. Contribution a l'etude biologigue des alkaloids recherches experimentales sur le Lupin, 1930.
Gardon W. C., Henderson I. J. Agric. sci., **41**, 1951.
Giovannozzi-Sermanni G. Tabacco, **63**, 1959.
Hackbarth I. Zeitsch. Pflanzenzuchtung, **30**, N 2, 1951.
Hackbarth J., Sengbuch R. Zuchter, 11/12, 1934.
Hackbarth J., Troll Z. Pflanzenzucht, **34**, N 24, 1955.
Hackbarth J. Abhandl. Deutsch. Acad. Wiss. kl. Chem. Geol. und Biol., N 7, 1956.
Hegnauer M. K. Bull. soc. Pharm. Bordeux., **94**, N special, 1955.
Hegnauer M. K. Abhandl. Deutsch. Akad. Wiss. kl. Chem. Geol. und Biol., N 7, 1956.
Heuser W., Boekholt K., Ulich G. Z. Pflanzenbau, **11**, 1934.
Hicke K. Planta, **33**, 1942.
Hulewiczowa T. Roczn. Nauk Roln., **68**, ser. A., Z. 3, 1954.
Hiller E. Landwirtsch. Verc. Stat., 31, 1885.
Ing H. R. J. Chem. soc., p. 504, 1933.
Ing H. R. J. Chem. soc., p. 1053, 1935.
Jaminet F. J. Pharmac. Belgique, N 1—2, 1954.
Kuy A van der Pharmaceutisch. Weekblad., **90**, 1955.
Horn J. and Brese D. Biol. Chem., **157**, 1945.
Jobert E. I. Biocim. et. biophys. acta, **17**, N 3, 1955.
Karrer P., Canal F., Zohner K., Widmer. Helvetica Chimica acta, **XI**, p. 1062, 1928.
Kress H. Dtsch. Landwirt., **2**, N 8, 1951.
Kress H. Dtsch. Landwirt., **3**, N 3, 1952.
Latawiec K. Roczn. nauk. roln., **79**, N 1, 1958.
Kazimierski T., Nowacki E. Bull. Acad. Polon. sci., **VIII**, N 12, 1960.
Lambers B., Dewey L., Byerrum R. Biochim. et Biophys. acta, **33**, N 1, 1959.
Evans H. E. Soil. sci., **51**, N 3, 1956.

Leete E. J Amer. Chem. soc., **78**, N 14, 1956.
Leete E., Leits F. Chem. and Industry, N 48, 1957
Mach I., Lederle. Landwirstschaft. Jahresbucher, **91**, 1942.
Malarski H. I., Sypniewski I. Pamietnik w Pulawach. P J. G., **4**, 1923.
Marion L. Canad. J. of Chem., N 11, 1951.
Marion L. J. Amer. Chem. soc., **68**, N 5, 1946.
Marion L., Quelleth I. J. Amer. Chem. soc., **70**, N 9, 1948.
Marion L., Cockburn I., Couch F J. Amer. Chem. soc., **73**, N 4, 1951.
Marion L. and Douglas B. Canad. J. Chem., **29**, 1951.
Manske R. H., Holmes. The alkaloids Chemistry and Physiology, 3, 1953.
Manske R., Marion L., Canad J. Research., **21**, N 7, 1943.
Manhold E. Wissensch., N 3, 1949.
Michaelis H. Ber. Dtsch. Pharm. Gesell., N 9, 1919.
Mierzejewski i Skulmowski. Annal. Univ. M. Curie-Skladowska, **VIII**, 1953.
Mekie P. Biochem. J., **25**, 1931.
Mikolajczyk J., Nowacki E. Genetica Polon., **2**, N 2, 1961.
Mikolajczyk J. Genetica Polon., **3**, N 2, 1962.
Mothes K. Planta medic., N 6, 1958.
Mothes K. und Engelbrecht. Beichl. Biochem. Kulturpflanze, 1956.
Mothes K., Romeik A. Naturwissensschaft, **42**, H. 23, 1955.
Mothes K. Symposia of the soc. exper. biology, **XIII**, London, 1959.
Mothes K. Pharmacie, **14**, N 3, 1959.
Nalborczyk E. Bull. Acad. Polon. sci., **IX**, N 10, 1961.
Nalborczyk E. Acta soc. Botan. Polon., **33**, N 2, 1964.
Nowacki E. Roczniki Nauk Poln., **79**, A—1, 1958.
Nowacki E., Dubzinska M., Fenzychowa A. Z. problemowe postepowe Nauk Roln., N 20, 1958.
Nowacki E. Zeszyty problemowe postepowe Nauk Roln., N 20, 1958.
Nowacki E., Hurich I. Bull. Acad. Polon. sci., **VIII**, N 10, 1959.
Nowacki E., Bragdo M., Ruba A., Kazimierski T. Flora, **151**, N 1, 1961.
Nowacki E., Byerrum R. I. Bioch. Bioph. Res. Com., **7**, 11, 1962.
Nowacki E., Drzewiecka-Roznowicz E. Genetica Polon., **2**, N 2, 1961.
Nowacki E. Genetica Polon., **4**, N 2, 1963.
Nowacki E., Dunn D. B. Genetica Polon., **5**, N 1, 1964.
Peters L., Schwanitz F Biochem. Kulturpflanzen. Beiheft., N. 1, 1956.
Przybylska I. Bull. Acad. Polon. sci., **VII**, N 9, 1959.
Prianischnikow D. Ber. Dtsch Botan, Gesell., **40**, H. 7, 1922.
Petri E. M., Staverman A., Pauls D. Biochim. Bioph. Acta, **17**, N 3, 1955.
Nehring K. und Schwerdtfeger E. Arch. Tierernah r., **1**, H. 5, 1951.
Piechowski M., Nowacki E. Zeszyty problemowe postepowe Nauk. Poln., N 20, 1958.
Reifer I., Mozejko M. Acta Biochim Polon., **1**, 3—4, 1954.
Reifer I., Niziolek S. Bull. Acad. Polon. sci. **VII**, N 12, 1959.
Reifer I., Mozejko-Toczko M. Rocz. Nauk Poln., **81**, A—3, 1960.
Reifer I. i Kleczkowska D. Acta Biochim. Polon., **4**, N 2, 1957.
Reifer I., Niziolek S. Acta Biochim. Polon., **IV**, N 3, 1957.
Reifer I., Przedziecka I., Kleczkowska D. Acta Biochim. Polon., **VI**, N 1, 1959.

Reifer J., Wiewiorowski M., Niziolek S., Stawicka D., Bratek D. M. Bull. Acad. Polon. sci., **X**, N 5, 1962.
Reinauts-van-Haga. Abhand. Dtsch. Akad. Chem. Geol. und Biol., N 7, 1956.
Robinson R. J. Chem. soc., **III**, N 699, 1917.
Robinson R. The structural relations of natural products, 1953.
Possingham I. J. Biol. sci., **10**, N 1, 1957.
Sabalitschka T., Laher M. Zeitsch. Angew. Chemie., N 18, **1924**.
Sabalitschka T., Jungermann C. Biochem. Zeitsch., **164**, 1925.
Sebyla T. Bull. Acad. Polon. sci., **X**, N 8, 1962.
Sebyla T. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol., **II**, N 1, 1963.
Schmidt E. Archiw Pharm., **242**, 1904.
Schmidt E. Ber. Dtsch. Botan. Gesell., **55**, H. 7, 1957
Schmucker T. Naturwissenschaften, N 20, 1932.
Schöpf C. Chem. Zentralb., N 2, 1957.
Schwarze P. H., Hackbarth. Züchter, N 7, 1957.
Sengbusch R. Züchter., N. 1, 1930.
Sengbusch R. Naturwissenschaft, H. 17/18, 1934.
Sommer and Lipman. Physiol., **1**, N 3, 1926.
Stanek I. Alkaloidy, 1957.
Scholtz G. Z. Pflanzenern. Dung. Bodenkunde, 80, 1957.
Steinberg A., Jeffrey R. Plant Physiol., **31**, N 5, 1956.
Steinberg A. Plant Physiolog., **30**, N 1, 1955.
Schütte H., Nowacki E. Naturwissenschaften, **46**, N 16, 1959.
Schütte H. Archiv Pharmazie, N 11, 1960.
Schütte H., Nowacki E., Schafer C. H. Arch. Pharmaz., N 1, 1962.
Schütte H., Bohlmann E., Reuschew. Arch. Pharmaz., N 10, 1961.
Tomaszewski L. Hodowla Roslin, Aclim. i Nasien., **1**, N 3, 1957.
Troll H. Züchter, N 19, 1948.
Toczko M., Niziolek S. Ryszka F. Acta Bioch. Polon., **VII**, N 2—3, 1960.
Vogel, Weber E. Z. Pflanzenern. und Düng., **1**, 1922.
Warteresiewicz M. Ann. Univ. M. Curi-Skladowska, **XIV** ser. E, 1961.
Wierzchowski Z. Postery Nauk Poln., N 3, 1952.
Wierzchowski Z. Rocz. Nauk. Poln., **67**, B-4, 1954.
Wiewiorowski M., Augustyniak I. Acta Biochim. Polon., **III**, N 3, 1956.
Wiewiorowski M. Hodowla Roslin, Aclimat., Nasien., **1**, z. **3**, 1957.
Wiewiorowski M. und Bratek M. Acta Bot. Polonica, **26**, N 1, 1957.
Wiewiorowski M., Bratek M. D., Drzewiecka E. Roc. Nauk. Poln., **79**, N 2, ser. A, 1958.
Wiewiorowski M. Roczniki Chemii., **33**, N 1, 1959.
Wiewiorowski M., Augustyniak I., Skrzypinska H., Przybylska, Kocialkowski. Acta Biochim Polon., N 2, 1959.
Wiewiorowski M., Reifer J. Bull. Acad. Polon. sci. ser. biol., **9**, N 11, 1961.
Wiewiorowski M., Reifer J. Bull. Acad. Polon. sci. ser. sci. biol., **9**, N 11, 1961.
Wiewiorowski M., Augustyniak H. Acta Bioch. Polon., **IX**, N 4, 1962.
Wiewiorowski M., Podkowinska H. Bull. Acad. Polon., sci., **X**, N 9, 1962.
Wiewiorowski M., Wolinska-Mocydlarz. Bull. Acad. Polon. sci. ser. chim., **XII**, N 4, 1964.

Wiewiorowski M., Bratek-Wiewiorowska M. D., Reifer J. Sixtn intern. cong. of Bioch., 1964.
Willstatter R., Fourneau E. Ber. Dtsch. Chem., Gesell., **11**, 1902.
Williams B., Cockburn F., Marion L. Canadian J. of Chem., **29**, N 1, 1951.
Winterfeld K. und Kneuer A. Berichte der Dtsch. Chem. Gesell. **64**, N 1, 1931.
Winterstein, Trier G. Die Alkaloids, 1931.
Winterfeld K. und Holschneider. F. Ber. Dtsch. Gesell., **66**, 1933.
Winterfeld K. und Holschneider F. Ber. Dtsch. Chem. Gesell., **64**, N 1, 1931.
Winckel M. Die Lupine und ihre Bedeutung für Landwifschaft und Volksernahrung, Berlin, 1920.
Woker G. Die Chemie der naturlichen Alkaloids, 1, 1956.
Wolffenstein R. Pflanzenalkaloide, 1922.
Worington K. Annals of Botaby, 37, N 148, 1932.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3

Биологические особенности люпина

Ботаническая характеристика рода люпина 7
Биологические особенности отдельных видов люпина 11
Происхождение безалкалоидного люпина и распространение его в СССР 25

Состав алкалоидов люпина, их строение и свойства

Химическая характеристика алкалоидов люпина 29
Физико-химические свойства и строение отдельных алкалоидов люпина 31
Токсические свойства алкалоидов люпина 43
Фармакологические свойства алкалоидов люпина 44
Исследование состава алкалоидов разных видов люпина методом хроматографии их на бумаге 46

Локализация и динамика алкалоидов в растениях люпина

Количественное содержание алкалоидов различных органах и частях растений люпина 54
Динамика накопления алкалоидов в растениях люпина в их онтогенезе 60
Видовые и сортовые отличия люпина по содержанию алкалоидов 68

Влияние элементов минерального питания на накопление алкалоидов и белковых веществ в люпине

Влияние основных элементов минерального питания 72
Влияние микроэлементов на накопление алкалоидов и продуктивность люпина 85
Влияние микроэлементов на рост и развитие люпина 94

О путях биосинтеза алкалоидов люпина

Связь образования алкалоидов в растениях с обменом аминокислот 105
Возобновление синтеза алкалоидов в растениях кормового люпина при межсортовом скрещивании 117

Роль различных органов растения в биосинтезе алкалоидов

Краткий обзор литературы 125
Изучение роли различных органов люпина в биосинтезе алкалоидов методом прививок 130
Изучение роли различных органов люпинового растения в биосинтезе алкалоидов с помощью радиоактивного углерода 144

Особенности накопления белковых веществ в люпине в связи с условиями произрастания

Содержание и динамика белковых веществ у разных видов и сортов люпина . 150
Накопление белковых веществ в люпине в процессе его роста и развития 154
Состав и количественное содержание свободных аминокислот и аминокислот белков люпина 162
О качественном составе и количественном содержании незаменимых аминокислот в белках разных видов и сортов малоалкалоидного люпина 170

Динамика накопления каротина и хлорофилла в растениях люпина 175

Заключение 187
Литература 192

Алексей Викторович Мироненко

Физиология и биохимия люпина

Издательство «Наука и техника»
Минск, Ленинский проспект, 68

Редактор издательства *Л. Манина*
Художник *А. Лисичников*
Художественный редактор *Н. Евменова*
Технический редактор *В. Зуйкова*
Корректор *И. Стольберг*

АТ 12994. Сдано в набор 19/I-1965 г. Подписано к печати 2/IV-1965 г. Тираж 1000 экз. Формат $60\times90^1/_{16}$. Печ. л. 12,75. Уч.-изд. л. 12,5. Изд. заказ 67. Тип. заказ 121

Типография научно-технической литературы издательства «Наука и техника» АН БССР и Госкомитета Совета Министров БССР по печати
Минск, Ленинский проспект, 68

78 к.